

# Beiträge zur Kenntnis des Baues und der systematischen Stellung der Arguliden

von

**K. Grobben,**

w. M. k. Akad.

(Mit 3 Tafeln und 6 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 9. Jänner 1908.)

Ungeachtet der nicht geringen Zahl von Arbeiten über die Arguliden<sup>1</sup> sind dennoch einige bauliche Verhältnisse dieser Krebse noch recht ungenau bekannt. Zu den am wenigsten erkannten Organen gehört die weibliche Genitaldrüse. Weitere

---

<sup>1</sup> Die wichtigsten hier zu berücksichtigenden Publikationen sind:

L. Jurine, Mémoire sur l'Argule foliacé (*Argulus foliaceus*). Ann. du Muséum d'hist. naturelle. Paris, t. VII, 1806.

C. Vogt, Beiträge zur Naturgeschichte der schweizerischen Crustaceen. Neue Denkschriften der Allg. schweiz. Gesellsch. für die gesamten Naturwissenschaften, Bd. VII, 1845.

Fr. Leydig, Über *Argulus foliaceus*. Ein Beitrag zur Anatomie, Histologie und Entwicklungsgeschichte dieses Tieres. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. II, 1850.

T. Thorell, Om tvenne europeiska Argulider; jemte anmärkningar om Argulidernas morfologi och systematiska ställning, samt en öfversigt af de för närvarande kända arterna af denna familj. Öfversigt af kongl. Vetensk. Akad. förhandlingar (Stockholm) 1864. (Übersetzt in: Annals and Mag. of Natur. Hist., 3. ser., vol. XVIII, 1866.)

C. Claus, Über die Entwicklung, Organisation und systematische Stellung der Arguliden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXV, 1875.

Fr. Leydig, Über *Argulus foliaceus*. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XXXIII, 1889.

Ch. B. Wilson, North American Parasitic Copepods of the family Argulidae, with a Bibliography of the Group and a systematic Review of all known Species. Proceedings of the United States National Museum, vol. XXV, Washington 1903.

unvollkommene oder unrichtige Angaben finden sich über die männliche Keimdrüse, den Kreilaufsapparat, die Schale. Es sind daher zunächst diese Organe, die in folgendem Berücksichtigung finden sollen. Die fortgesetzte Untersuchung hat aber gezeigt, daß noch andere bauliche Verhältnisse bisher mangelhaft bekannt sind. Eine kurze Besprechung der systematischen Stellung der Arguliden knüpft sich von selbst an.

Die Tiere wurden teils lebend, teils konserviert untersucht. Von größtem Vorteile erwies sich das Studium von Schnittserien; es wurden sowohl Quer- als Längs- und Flächenschnitte angefertigt. Die *Argulus*-Form, die der Untersuchung hauptsächlich zu Grunde lag, war *Argulus foliaceus* L., seltener *A. viridis* v. Nettovich.

Vorliegende Abhandlung gliedert sich in folgende Kapitel: 1. Weibliche Genitaldrüse. 2. Männliche Genitaldrüse. 3. Abdominaldrüse des Weibchens 4. Kreislaufapparat. 5. Schale. 6. Darm. 7. Systematische Stellung.

### 1. Weibliche Genitaldrüse.

Nachdem bereits Jurine Lage und Ausdehnung des Ovariums richtig angegeben hatte, beschreibt Leydig in seiner ersten Publikation das Ovarium als einfachen in der Medianlinie des Körpers dorsal über dem Darm gelegenen Schlauch, der sich vom Magen bis zur Basis der Schwanzflosse erstreckt und hier mit einem »äußerst kurzen Eileiter auf einem papillenartigen Vorsprung ausmündet«. Die Hülle des Ovariums besitzt quergestreifte Muskeln, sie ist ferner durch große braune Pigmentflecken ausgezeichnet. Die Eier entwickeln sich in gestielten Follikeln. Wie wenig sicher übrigens Leydig bezüglich der Ovarialhülle war, geht aus der auf p. 347 seiner Abhandlung gemachten Bemerkung hervor, nach der ihm die Hülle des Eierstockes »mehr wie eine Auskleidung der Leibeshöhle selber« erscheint.

Thorell beschreibt das Ovarium von *Argulus coregoni* als ovale Masse; die Eier liegen von einer mit Pigmentflecken versehenen Membran wie in einem Sack umschlossen, umgeben selbst aber erst ein kleineres, fast zylindrisches Organ, das

eigentliche Ovarium, dem sie anhängen. Nach erlangter Reife dürften die sich ablösenden Eier unmittelbar von der äußeren Membran des Ovariums umschlossen werden.

Claus hat sodann an den Entwicklungsstadien von *Argulus* als erster konstatiert, daß das Ovarium aus einer unpaaren rechts- oder linksseitigen Anlage hervorgeht, der paarig angelegte Ovidukt einseitig, und zwar auf der Seite der Ovarialanlage verkümmert. Der Beschreibung Leydig's gegenüber weicht Claus in der Angabe ab, daß das Ovarium kein einfacher Schlauch, sondern ein solider Strang ist. Auch die weitere Beschreibung von Claus gibt keine zutreffende Darstellung der wirklichen Verhältnisse, obgleich sie manche richtige Beobachtung enthält. Claus gibt an, daß beim reifen Weibchen eine äußere Umhüllung des Ovariums auftritt, welche während des Larvenlebens fehlt und offenbar eine akzessorische Bildung ist. Nach Claus (p. 57 des Separatabdrucks) umschließt diese muskulöse, große Pigmentflecken aufweisende Haut sackförmig das Ovarium und ist durch Fasern an den Darm befestigt. Für die Kenntnis der Vorstellung, die sich Claus über die Beziehung dieses Sackes zum Ovarium machte, ist folgende Stelle von Wichtigkeit: »Wenn die Eier ihre volle Größe und Reife erlangt haben, gelangen sie nach Dehiscenz der zarten strukturlosen Ovarialhülle in den Zwischenraum des Ovariums und des äußeren muskulösen Sackes, der somit als Eierbehälter fungiert und wohl auch vermittelt seiner Kontraktionen die Überführung in den Ovidukt besorgt. Freilich gelang es mir nicht, den Anfang des letzteren zu beobachten, indessen möchte es kaum zweifelhaft sein, daß derselbe mit dem Muskelsack verbunden ist und dieser gewissermaßen dem taschenförmigen um das Ovarium herumgeschlagenen Endstück des Eileiters entspricht.«

In den späteren Mitteilungen über den Bau der weiblichen Genitaldrüsen ist Leydig sowohl rücksichtlich des Eierstockes als auch der ausführenden Wege im unklaren geblieben. In der einen Abhandlung<sup>1</sup> vergleicht Leydig den Eierstock von *Argulus* dem Eierstock der Hirudineen, die »Hülle« desselben dem

---

<sup>1</sup> Fr. Leydig, Beiträge zur Kenntnis des menschlichen Zoes im weiblichen Zustande. Zool. Jahrb. Bd. III, 1889, p. 299.

Sacke der Hirudineen. In der im gleichen Jahre erschienenen zweiten Publikation<sup>1</sup> wird der Eierstock als aus zwei Hälften entstanden beschrieben und seinem Bau nach als zellig erfüllter Schlauch aufgefaßt. Leydig spricht in dieser zweiten Publikation von zwei Hüllen, die den Eierstock umschließen. Bezüglich der Deutung der Hülle wird Leydig schließlich dahin geführt, den Raum des durch die Hülle gebildeten »Sackes« für die Leibeshöhle zu erklären, in welchem die Eier in dreifacher Ringlage sich aufstapeln können. Ebenso unsicher lauten die Angaben in Betreff des Eileiters. Mitunter beobachtete Leydig seitlich vom Hinterende des »Ovarialsackes« ein blinddarmähnliches Gebilde, doch nur von unpaarer Form. Bei jungen Weibchen glaubte Leydig an der gleichen Stelle, aber in symmetrischer Ausbildung »einen kurzen Schlauch zu sehen, der, an beiden Seiten zusammenfließend, mit wulstiger muskulöser Öffnung nach außen mündet«. Leydig gelangt zu der Vermutung, daß ursprünglich ein paariger, später aber bloß einseitiger Eileiter vorhanden ist, was mit Claus' Angabe übereinstimmt. Doch kann sich Leydig nicht des Zweifels entschlagen, »ob die schlauchartige, mit Zellen ausgekleidete Bildung wirklich einen Eileiter vorstellt«. Leydig dünkte, »daß der Schlauch eher die Bedeutung einer ‚Glandula sebacea‘ haben könne«. Zu dieser Meinung gelangte Leydig durch die Beobachtung, daß die abgelegten Eier von einer Klebesubstanz eingeschlossen werden, für deren Herkunft Leydig ein anderes Organ nicht kennt. So kommt Leydig schließlich zu dem Resultate: »es mündet der pigmentierte ‚Ovarialsack‘ an der Wurzel der Schwanzplatte mit einem mittleren ‚papillenartigen Vorsprung‘ aus. Die vermeintlichen Eileiter aber wären Drüsen, welche den Anheftungsstoff für die abgelegten Eier erzeugen.«

Die kurze Beschreibung, welche Wilson<sup>2</sup> von der weiblichen Genitaldrüse gibt, lautet folgendermaßen: »The ovary starts as an unpaired ridge of cells along the right or left side of the intestine. In later development it migrates to the median

<sup>1</sup> Fr. Leydig, Über *Argulus foliaceus*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIII, 1889, p. 32 bis 34.

<sup>2</sup> Wilson, a. a. O. p. 694 und 695 und Fig. 21 auf p. 693.

line, and becomes a simple receptacle for holding the maturing eggs. It reaches from the stomach to the posterior end of the thorax, where it narrows abruptly into a short oviduct which opens out at the base of the sinus between the lobes of the posterior legs.« Weiter heißt es dann: »The walls of the ovary are muscular, and in most species exhibit peristaltic movements similar to these in the intestine. In some species the dorsal surface is beset with dark brown pigment spots, arranged in somewhat regular longitudinal rows.«

Wie aus der von mir zu gebenden Beschreibung hervorgehen wird, entsprechen die Angaben Wilson's über den Bau der weiblichen Keimdrüse nicht den tatsächlichen Verhältnissen.

Daß in allen bisherigen Arbeiten der Bau des Ovariums von *Argulus* nicht richtig erkannt wurde, hat seinen Grund darin, daß bloß das ganze Tier beobachtet wurde und nicht Schnittserien herangezogen wurden. Die Beobachtung am ganzen, auch lebenden Tier bietet aber in der Tat Schwierigkeiten, die baulichen Verhältnisse der weiblichen Genitaldrüse richtig zu erkennen, woraus die Irrtümer auch guter Beobachter verständlich werden.

Ich gehe nunmehr an die Schilderung meiner eigenen Befunde.

Das Ovarium erweist sich nach Schnitten als vielfach ausgebuchteter Schlauch (Fig. 1, *Ov*). Es erstreckt sich, wie aus der Dorsalansicht des lebenden Tieres (Textfig. 1, *Ov*), besser noch aus dem Längsschnitte hervorgeht, durch die drei vorderen Thorakalsegmente und lagert zwischen dem Darm und dem Kreislaufsorgan. Das Ovarium liegt nicht streng median, sondern etwas asymmetrisch nach rechts oder links von der Medianlinie verschoben, was an Querschnitten nach der Lagerung des Keimlagers des Ovariums sofort erkennbar ist. Am Vorderende und nicht am Hinterende, wo bisher immer der Oviduktanfang vermutet wurde, geht das Ovarium in den Ovidukt über, der wohl paarig angelegt ist, aber nur einerseits in Funktion bleibt, während jener der Gegenseite obliteriert. Und zwar obliteriert der Ovidukt an der Seite, gegen welche das Ovarium asymmetrisch verlagert erscheint, somit rechterseits, wenn das Ovarium nach rechts, und linkerseits, wenn es nach links hin

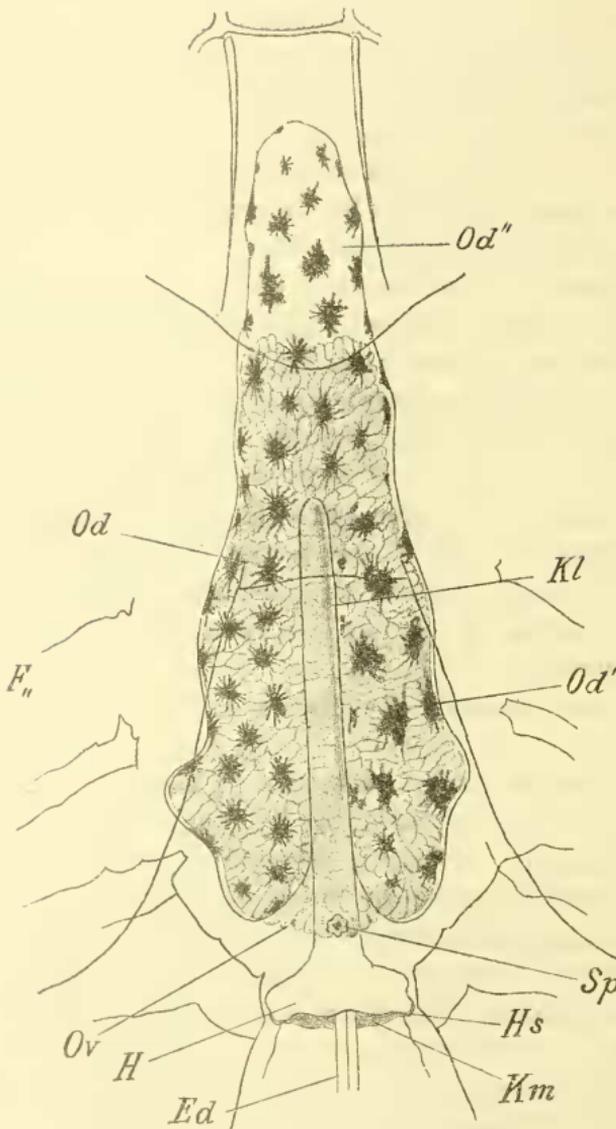


Fig. 1.

Übersichtsbild der weiblichen Keimdrüse mit der Umgebung nach dem lebenden Objekt. Dorsalansicht. Das Ovarium schimmert grau durch. Der rechte Ovidukt ist obliteriert, seine Ausdehnung nach der Verbreitung der größeren Pigmentflecken erkennbar. Hartnack Obj. IV, Oc. 3, eingezog. Tub. Ohne Kamera gezeichnet. Buchstabenerklärung wie bei den Tafelfiguren.

gelagert erscheint. Der Ovidukt bildet zunächst eine blindsackförmige, gegen vorn zu sich etwas verschmälernde Ausbuchtung, die sich in der Fortsetzung des Ovariums dorsal über dem Vorderabschnitt des Magendarmes zwischen diesem und der Aorta nach vorn erstreckt. Dann geht der (funktionierende) Ovidukt linksseitig oder rechtsseitig längs des Ovariums nach hinten, biegt im letzten Thorakalsegmente nach der Ventralseite ab zu dem am Ende des letzten Thorakalsegmentes gelegenen Genitalatrium, wie ich die vor der Genitalöffnung gelegene Hauttasche des Ausführungsapparates bezeichnen will. Die weibliche Genitalöffnung findet sich ventral am Hinterrande des letzten Thorakalsegmentes. Der obliterierte Ovidukt der Gegenseite hat eine gleiche Lagerung wie der funktionierende. Die Ovidukte sind durch dunkle Pigmentflecken ausgezeichnet, aus deren Verbreitung die Form und Ausdehnung der Ovidukte schon am ganzen Tier erkennbar ist.

Das Übersichtsbild, das ich in Textfig. 1 von der weiblichen Genitaldrüse gegeben habe, ist nach dem lebenden Objekte angefertigt. An einem solchen ist aber die Lage und Ausdehnung des Keimlagers ohne Kenntnis der Schnitte kaum aufzufinden; es ist letzteres daher in der Zeichnung teilweise nach Schnitten eingetragen. Es ist aber auch am lebenden Objekte das Vorderende der vorderen unpaaren Oviduktausstülpung nicht sicher bestimmbar, da ein vorderer Kontur nicht unterschieden werden kann, und gleiches gilt von der Übergangsstelle des Ovariums in den Ovidukt. Hier hilft einmal der Vergleich mit den Schnittserien, dann aber die Verteilung der Pigmentflecken, aus der die Ausdehnung der Ovidukte zu erkennen ist, endlich hat ein Zufall mir ein Mittel geboten, nicht nur die Grenzen der Ovidukte am ganzen Tiere genau festzustellen, sondern sogleich auch bestimmen zu können, welcher Ovidukt bei dem betreffenden Weibchen obliteriert ist. Es hat sich nämlich herausgestellt, daß die Oviduktgrenzen bei Weibchen, die sich im Absterben befinden, deutlich sichtbar werden. Man kann sich daher solche Bilder immer verschaffen, wenn man die Weibchen in ihrem Aufenthaltswasser ohne Zusatz irgend eines Reagens zum Absterben bringt. Solange der Körper noch durchsichtig bleibt, treten dann die Konturen der Ovidukte deutlich

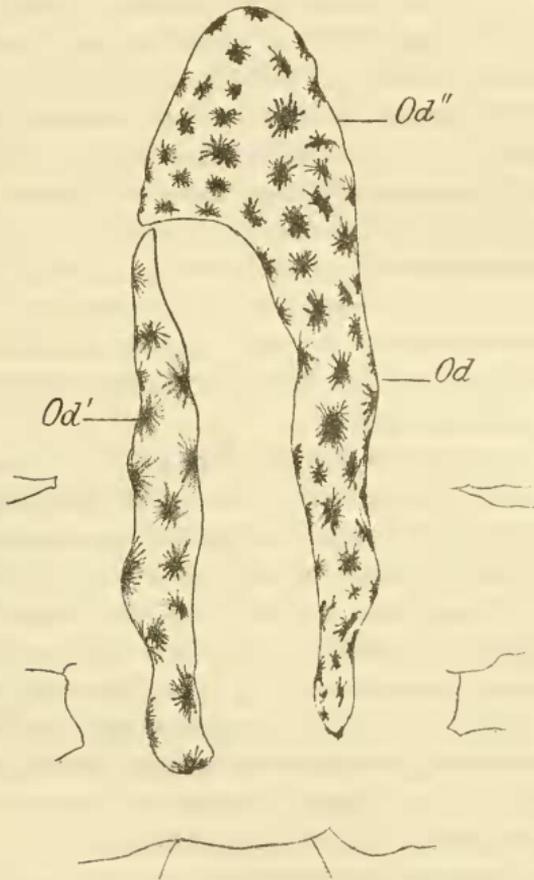
hervor. Die Ursache dieser Erscheinung mag in einer teilweisen Gerinnung der Plasmas der Epithelzellen der Ovidukte gelegen sein; bei dem funktionierenden Ovidukte scheint mir eine Quellung des Oviduktsekretes dazu beizutragen, daß die Form des funktionierenden Oviduktes und dadurch auch seine Abgrenzung gegen den obliterierten Teil schärfer hervortritt (vergl. Textfig. 2).

Durch die Untersuchung solcher absterbender Weibchen bin ich auch darauf aufmerksam geworden, daß sich die Pigmentflecken des obliterierten Oviduktes von jenen des funktionierenden Teiles unterscheiden. Sie sind vor allem größer, dunkler und weniger reich ausstrahlend, auch sind sie in geringerer Anzahl vorhanden. Die Gründe für diese Verschiedenheit werden erst nach Besprechung des histologischen Baues zu erörtern sein. Die verschiedene Ausbildung der Pigmentflecken gibt nun ein Mittel an die Hand, schon am frischen lebenden Tiere den nicht funktionierenden Ovidukt zu erkennen sowie seine Ausdehnung zu bestimmen, da ja sonst eine Grenze gegen den funktionierenden Ovidukt hin nicht auffindbar ist. In Textfig. 1 ist eine weibliche Genitaldrüse mit rechterseits obliteriertem Ovidukt nach dem lebenden Objekte dargestellt, in Textfig. 2 sind die Ovidukte eines im Absterben begriffenen Weibchens abgebildet, hier ist der linksseitige Ovidukt der obliterierte.

Die asymmetrische Lage der weiblichen Genitaldrüse und asymmetrische Ausbildung des Oviduktes hat zuerst Claus an Jugendformen richtig beobachtet; Claus gibt auch an, daß die Ovarialanlage rechts- oder linksseitig sein könne, wobei stets nur der Ovidukt der Gegenseite zur Ausbildung gelangt.<sup>1</sup> Doch möge ausdrücklich darauf verwiesen werden, daß Claus beim ausgebildeten Tiere gleich wie die übrigen bisherigen Beobachter von *Argulus* die von mir als Ovidukt erkannten, mit Pigmentflecken ausgestatteten Teile als Ovarialhülle ansieht und als akzessorische Bildung betrachtet, die erst beim reifen

<sup>1</sup> Übrigens sei hier auf Jurine's Fig. 3 verwiesen, die ein Argulus-Weibchen, von der Ventralseite gesehen, in der Eiablage darstellt. Aus der Figur ist ersichtlich, daß der linksseitige Ovidukt der funktionierende ist.

Weibchen auftritt. Allerdings vermutet Claus einen Zusammenhang des Muskelsackes mit dem Ovidukte und glaubt, daß der Muskelsack »gewissermaßen dem taschenförmigen um das Ovarium herumgeschlagenen Endstück des Eileiters entspricht«.



Figur 2.

Übersichtsbild der Ovidukte eines im Absterben begriffenen Weibchens. Dorsalansicht. Der linke Ovidukt ist der obliterierte. Vergr. wie Textfig. 1. Ohne Kamera gezeichnet.

Was die besondere Gestaltung des Ovariums anbelangt (an den abgebildeten Schnittpräparaten handelt es sich stets um ein rechtsverlagertes Ovarium), so erweist sich nach Querschnitten (Fig. 4, 5, 6) die Dorsalwand desselben als sehr schmal. Sie ist mit der rechten Seite der Ventralwand der Aorta fest verbunden.

Diese Verbindung wird durch zahlreiche Bändchen hergestellt, die zwischen der Tunica propria der Ovarialwand und der Tunica externa der Aorta ausgespannt sind (Fig. 14, 15). Die freien, in die Leibeshöhle hineinhängenden Seiten- und Ventralwand des Ovariums erscheinen vielfach in größere und kleinere Falten ausgezogen. Nur an diesen Wandteilen des Ovariums erfolgt die Ausbildung der Eier, die einzeln, in gestielten nach außen in die Leibeshöhle vorspringenden Follikeln eingeschlossen, heranwachsen und dem Ovarium eine traubenförmige Gestalt verleihen. Die schmale Dorsalwand des Eierstockes trägt eine in das Ovariallumen vorspringende Leiste von Keimzellen, die gegen hinten zu allmählich verstreicht (Fig. 1, *Kl*). Diese Leiste erscheint im Querschnitte aus dem Vorderteile des Ovariums etwa dreieckig, nach hinten zu verschmälert sie sich zu einer schmalen Platte. Ich fasse diese Leiste als die Stätte der Ureier auf und bezeichne sie daher als Keimlager.

Im histologischen Aufbau besteht die Ovarialwand aus einer Tunica propria, die eine feine Fältelung zeigt (Fig. 20). Nach innen von derselben liegt dorsal das Keimlager, an den übrigen Wandteilen das Ovarialepithel auf. Das Keimlager zeigt in mehreren Lagen Zellen vom Charakter junger Eizellen; die basal gelegenen Keimzellen sind etwas größer, besitzen auch einen größeren Kern, während gegen die Innenfläche hin kleinere Zellen folgen (Fig. 14, 15). Die Zellgrenzen der Keimzellen sind bei guter Konservierung deutlich zu erkennen. Die Gestalt der Zellen ist rundlich, nur bei dichter Aneinanderlagerung infolge des gegenseitigen Druckes eine mehr polygonale.

An den übrigen Wandteilen des Ovariums ist eine einschichtige Epithelbekleidung vorhanden. Das Epithel ist im dorsalen hinteren Wandteile, der sich an das Keimlager anschließt, bis hochzylindrisch (Fig. 20) und flacht sich an der Seiten- und Ventralwand bis zu einem Pflasterepithel ab. In diesem Epithel liegen basal jugendliche Eizellen, die mit ihrem weiteren Wachstum die Tunica nach außen vorstülpen und auf diese Weise in einen bloß von der Tunica propria gebildeten Follikel gelangen, der sich an seiner Basis stielförmig verengt. Das heranwachsende Ei gewinnt, wie bekannt, eine längliche ovoide Gestalt und erreicht auch durch reiche Einlagerung von Deutoplasma

eine sehr bedeutende Größe. Die peripherische Schichte des Eiplasmas liefert eine kutikulare Hülle, die an Schnitten streifig und wie aus Stäbchen zusammengesetzt erscheint. Diese Hülle, die somit ein Produkt der Eizelle ist, hat Claus Chorion genannt, obgleich er ihre Entstehung vom Ei aus richtig erkannt hat. Sie verdient jedoch die Bezeichnung einer Dottermembran. Im Lumen des Ovariums findet sich ein Sekret, das wie jenes des Oviduktes aussieht und offenbar von den Epithelzellen der Ovarialwand abgeschieden wird. Nach erlangter Reife gelangen die Eier (durch Wiederöffnung des Follikelstieles) in das Lumen des Ovariums und von hier in den Ovidukt. Davon konnte ich mich an Querschnitten von zwei Weibchen, die sich vor der Ablage der Eier befanden, überzeugen.

Wie schon früher kurz angegeben wurde, setzt sich der Ovarialsack an seinem Vorderende in den Ovidukt fort (Fig. 1, 12), der nur einseitig, und zwar bei rechtsseitiger Lage des Ovariums, wie sie von mir an den Schnittserien beobachtet wurde, linksseitig in Funktion ist. Jedoch bleibt auch der Vorderabschnitt des rechtsseitigen Oviduktes in Funktion (vergl. Fig. 12, *Od'*), während die übrige Strecke des letzteren obliteriert.

Der Ovidukt bildet zunächst an seinem Vorderende den schon erwähnten medianen Blindsack, der, wie Querschnitte zeigen (Fig. 12 und 13), breit ist und sich auch nach rechts hin gegen den Beginn des in seiner übrigen Strecke obliterierten Oviduktes ausdehnt, nach links in den funktionierenden Ovidukt übergeht. Letzterer ist gleichfalls sackförmig weit, aber in nicht gefülltem Zustande seitlich komprimiert und liegt mantelartig um die linke Seite des Ovariums ausgebreitet (Fig. 4, 5, 6, *Od*). Dorsal steht er mit der Aortenwand in fester Verbindung, ventral ist er durch Bindegewebsbalken an der Darmwand befestigt. Vom rechten Oviduktes ist nur der vorderste Abschnitt an der Stelle des Überganges des Ovariums in den Ovidukt voll entwickelt, der ganze hintere Teil desselben obliteriert und ohne Lumen. Dieser rudimentäre rechte Ovidukt liegt in gleicher Weise wie der vollausgebildete linke lateral vom Ovarium mantelartig ausgebreitet und ist in gleicher Weise dorsal an der Aorta, ventral mittels Bindegewebsbrücken an den Darm befestigt (Fig. 4, 5, 6, *Od'*).

Auf diese Weise ist das Ovarium zwischen Aorta und Darm, rechts und links von den Ovidukten umhüllt, wie in einem Sacke eingeschlossen und in einem besonderen Abschnitte der Leibeshöhle gelegen, den ich als zirkumgenitalen Leibeshöhlenabschnitt (*Lg*) bezeichne. In diesen relativ ziemlich abgeschlossenen Leibeshöhlenabschnitt ragen die der Ovarialwand nach außen anhängenden Eifollikel hinein. Der zirkumgenitale Leibeshöhlenabschnitt ist nach hinten bis zum Herzen hin zu verfolgen; er verschmälert sich in dieser Richtung allmählich und endet hinten zwischen dem Herzen und dem Enddarme blind (vergl. Fig. 1). Er wird in der kurzen Strecke hinter den Ovidukten seitlich bloß von einer bindgewebigen Wand begrenzt (Fig. 3, *Lg*). Nach vorn zu kommuniziert dieser Leibeshöhlenabschnitt durch eine schmale, ventral von medianen vorderen Blindsacke des Oviduktes gelegene Spalte mit dem Leibeshöhlenraume unterhalb des vorderen Aortenendes. Außerdem sind seitlich Kommunikationslücken zwischen den Bindegewebsbrücken vorhanden.

Die in den vorigen Kapiteln beschriebene eigenartige Ausbildung und Lagerung der Ovidukte und die Schwierigkeit, am ganzen Tier in diese Verhältnisse Einblick zu gewinnen, haben zu der bisherigen irrtümlichen Deutung der Ovidukte als Hülle des Ovariums Anlaß gegeben. Den zirkumgenitalen Leibeshöhlenabschnitt deutete Leydig richtig als Leibeshöhle, wogegen nach der oben zitierten Stelle von Claus dieser Raum dem Oviduktlumen zuzurechnen wäre.

Der ausgebildete linke Ovidukt steigt in der Gegend des hinteren Ovarialendes ventralwärts hinab und mündet in das Genitalatrium (Fig. 3, *Ga*). Letzteres besitzt die Gestalt einer breiten Tasche und hat, wie aus dem histologischen Aufbau zu schließen ist, durch Einsenkung von der Haut aus seine Entstehung genommen. Die Ausmündung des Genitalatriums befindet sich am ventralen Hinterrande des letzten Thorakalsegmentes (Fig. 1, *Ga*).

Ist der funktionierende Ovidukt vor der Eiablage mit reifen Eiern erfüllt, so erscheint er mächtig sackförmig aufgetrieben. Er nimmt dann eine fast mediane Lage in der Hauptachse des Körpers ein und drängt das sich leerende Ovarium dorsal- und

lateralwärts; auch der Darmkanal erscheint dann stark zusammengepreßt. Durch einen so gefüllten Ovidukt kann leicht die Vorstellung erweckt werden, daß nur ein medianer sackförmiger Ovidukt vorhanden ist. Tiere mit derart aufgetriebenem Ovidukt liegen der Abbildung in der älteren Arbeit von Leydig und jener von Wilson (*Argulus americanus*) zu Grunde und gerade die Untersuchung solcher *Argulus*-Weibchen hat zweifellos mit zu einer unrichtigen Auffassung vom Baue der weiblichen Keimdrüse viel beigetragen.

Im histologischen Aufbau zeigt der funktionierende Ovidukt ein flaches Epithel, das als Pflasterepithel zu bezeichnen ist (Fig 11). Das drüsige Plasma der Epithelzellen ist körnelig. An der distalen Ovidukt wand kommt es im Epithel zur Ausbildung schwach kegelförmig gegen das Lumen vorspringender Gruppen hoher, breiter Epithelzellen (*P*), die im Schnitte fächerartig angeordnet erscheinen, von der Fläche betrachtet eine schon früheren Beobachtern bekannte radienförmige Anordnung zeigen. In diesen Zellen wird reichliches braunes Pigment entwickelt und diese Zellgruppen bilden die großen Pigmentflecke, deren Verbreitung die Ausdehnung der Ovidukte beim ganzen Tiere zeigt. Das Epithel des Oviduktes sondert ein zähes schleimiges Sekret ab, welches das Oviduktlumen in Form von Fäden durchzieht. Es ist beim leeren Ovidukt in geringerer Menge vorhanden. In dem mit zur Ablage reifen Eiern erfüllten Ovidukte hingegen findet es sich reichlich im Umkreis der Eier vor und hat ein schaumiges Aussehen. Es dient dieses Sekret offenbar zur Befestigung des abgelegten Eies an fremden Gegenständen und entspricht der schaumigen Hülle des Eies, die Claus in Fig. 2 abbildet und von der er angibt, daß sie aus der verquollenen äußeren gestreiften Schichte der von ihm als Chorion bezeichneten Eihülle (rekte Dottermembran) hervorgehe. Schon Jurine hat dieses zähe Sekret durch Eröffnung der weiblichen Genitaldrüse (»matrice«) und seine Zunahme bei Vorhandensein reifer Eier richtig beobachtet; es ist auch von Leydig und Wilson an den abgelegten Eiern gesehen worden. Leydig leitete dieses Klebsekret von einer besonderen »Glandula sebacea« ab.

Nach außen wird das Epithel des Oviduktes von einer Bindegewebshülle umgeben, in der beim funktionierenden Ovidukte starke in verschiedener Richtung angeordnete Muskeln verlaufen, welche die kräftigen Kontraktionen des Oviduktes bedingen.

Was den obliterierten Ovidukt der Gegenseite betrifft, so wird die Hauptmasse desselben von seinem erhalten gebliebenen Hüllgewebe gebildet. Letzteres stellt die Gewebswand vor, die in symmetrischer Lage mit dem funktionierenden Ovidukt das Ovarium lateral umhüllt. Aber auch Reste des Epithels vom obliterierten Ovidukte sind erhalten. Es sind dies einmal die in dem genannten Bindegewebe eingeschlossenen Gruppen von Pigmentzellen, die an Schnitten als spindelförmige Pigmenthaufen erscheinen, nach Zerstörung des Pigmentes aber die einzelnen gleichfalls radienartig angeordneten Zellen erkennen lassen. Diese Pigmentzellen entsprechen den pigmentierten Epithelzellen des funktionierenden Oviduktes und bilden Pigmentflecke wie bei letzterem. Doch zeigen, wie bereits früher erörtert wurde, die Pigmentflecken des nicht funktionierenden obliterierten Oviduktes ein von jenen am funktionierenden Ovidukte etwas verschiedenes Aussehen, indem sie größer, weniger reich ausstrahlend und etwas dunkler sind. Die Ursache für diese Verschiedenheit in der Ausbildung ist wohl nur in der Obliteration des Lumens im nicht funktionierenden Ovidukte zu suchen.

Außer den pigmentführenden Epithelzellen dürften auch Reste der nicht pigmentierten Sekretzellen des rechten Oviduktes vorhanden sein in Gestalt einzelner abgeplatteter Zellen, wenn es auch meist sehr schwierig ist, am Objekte zu entscheiden, ob eine flache Zelle, zuweilen nur erkennbar an ihrem abgeplatteten Kern, innerhalb der Bindegewebswand tatsächlich eine solche abgeplattete Epithelzelle ist oder nicht etwa dem Bindegewebe angehört. Die eingeschlossenen Epithelreste im obliterierten Ovidukt erinnern an die Kathammalplatte der Medusen, mit welcher sie auch rücksichtlich ihrer Ableitung aus verwachsenen Epithelwänden übereinstimmen.

Zum Schluß sei noch kurz der Befestigungsweise des ganzen Eingeweidekomplexes an der Leibeswand gedacht.

Ovarium und Darm, vom funktionierenden und vom obliterierten Ovidukt umschlossen, sind, wie aus der früheren Beschreibung hervorgeht, direkt oder, wie der Darm, indirekt mit der Aorta in einem Komplex verbunden. Zwischen letzterer und der Leibeswand finden sich paarige oder unpaare, mesenterienartig ausgespannte Bänder, durch welche zugleich der ganze Eingeweidekomplex an der Leibeswand dorsal aufgehängt erscheint. Dazu kommen jedoch noch intersegmental gelegene seitliche bindegewebige Befestigungsbänder (vergl. Fig. 5, *B*), die entweder von der Dorsalwand des Körpers direkt an die Ovidukte herantreten oder zwischen der Dorsal- und Ventralmuskulatur neben dem Darm verlaufende Bindegewebsbrücken bilden, von denen Abzweigungen an die Ovidukte und den Darm gehen (Fig. 13). Die diese Bänder aufbauende Binde substanz ist dem blasigen Bindegewebe zuzurechnen.

Mit Rücksicht auf die Duplizität des Oviduktes (wenigstens der Anlage nach) und die Paarigkeit der homologen männlichen Keimdrüse erscheint wohl die Annahme gerechtfertigt, daß das einfache Ovarium von *Argulus* aus der Verschmelzung ursprünglich paariger Ovarialanlagen hervorgegangen ist und seine asymmetrische Lagerung mit der Obliterierung des einen Ovidukts zusammenhängt. Auch von Leydig findet sich der Eierstock als aus zwei Hälften entstanden beschrieben.

Auf die von mir als Keimlager bezeichnete Zellmasse im Ovarium komme ich nach Besprechung des Baues der männlichen Keimdrüse zurück.

## 2. Männliche Genitaldrüse.

Lage und allgemeine Form der männlichen Genitaldrüse sind ebenso wie der ausführende Apparat derselben genügend bekannt. Einige bisher nicht beschriebene Tatsachen, betreffend die Histologie des Hodens und der Vasa efferentia, verdienen auch in Bezug auf die Übereinstimmung mit der weiblichen Keimdrüse unser Interesse.

Aus der Lage der Vasa efferentia zwischen Darm und Herzen läßt sich auf die ursprünglich mit dem Ovarium übereinstimmende Lagerung der männlichen Keimdrüse dorsal vom Darm schließen; die männliche Keimdrüse gelangt nur früh-

zeitig und, wie später zu begründen versucht werden wird, bloß mit ihrem Hauptteile in die Höhle der Schwanzplatte hinein. Es ist somit die von Claus<sup>1</sup> in Betracht gezogene Möglichkeit, daß »die Stammformen der Arguliden hermaphroditisch waren und später bei der Separierung der Geschlechter die mit dem Hoden gleich gelegene Samenkapsel des Weibchens aus dem gleichen Zellmaterial hervorging«, nicht zu begründen. Auch ist die Lage der männlichen Keimdrüse in der Schwanzplatte durchaus nicht die gleiche wie jene des Befruchtungsapparates beim Weibchen; letzterer weist mit seiner Ausmündung an der Ventralwand der Schwanzplatte auf seine Entwicklung von dieser Körperstelle aus hin, die männliche Keimdrüse aber ist, wie der Verlauf der Vasa efferentia lehrt, eine ursprünglich dorsale (vom Darm).

Um die männliche Keimdrüse in Rücksicht auf ihre Übereinstimmung mit der weiblichen zu vergleichen, ist die Kenntnis des histologischen Aufbaues des Hodens und der Vasa efferentia sowie jene betreffend die Entwicklung der Keimzellen notwendig.

Aus Längs- und Querschnitten ergibt sich über den Bau des Hodens folgendes: Die Hodenwand besteht aus einer starken Tunica propria und den innen anliegenden Genitalzellen (Fig. 8). Als Keimlager ist jene Keimzellenmasse anzusehen, die die Hodenwand im Umkreis der Einmündungsstelle des Vas efferens in den Hoden bekleidet. Hier finden sich Zellen vom histologischen Charakter der Keimzellen, in mehreren Lagen gehäuft. Sie nehmen in etwas größerer Breite den vorderen dorsalen Teil des Hodens ein. Am entgegengesetzten ventralen Wandteile des Hodens, und zwar ein wenig mehr gegen hinten gelagert, finden sich die reifen, beziehungsweise heranreifenden Spermien. Zwischen den beiden bezeichneten Stellen bilden die Entwicklungsstufen der Samenmutterzellen bis zur vollen Ausbildung der Spermien den Wandbelag. An das Keimlager schließen sich allseitig die Spermatocyten (Samenmutterzellen) an, und zwar lösen sich diese in Gruppen von dem Keimlager ab. Auf diese folgen die Spermatozoiden, in Gruppen gehäuft.

<sup>1</sup> Claus, l. c. p. 54 des Separatums.

Nach den in Teilung befindlichen Spermatocytengruppen und der Größe der Teilungsprodukte zu schließen, findet eine zweimalige Teilung statt. Auch gestatten die Bilder, die zur Beobachtung gelangten, den Schluß, daß diese beiden Teilungen rasch aufeinanderfolgen. Die Spermatiden, die ursprünglich kugelig sind, gewinnen eine längliche Form. Man findet sie zu dieser Zeit in Büscheln um basale große Wandzellen angeordnet, die sich durch relativ große Kerne und körnigen Zellinhalt auszeichnen. Es sind die Samennährzellen, die bereits unterhalb der jüngeren Entwicklungsstadien der Hodenzellen zu finden sind. Mit den genannten Samennährzellen treten nun die heranreifenden Spermatiden in Verbindung und erfahren die histologische Umbildung zu den fadenförmigen Spermien. Die Samennährzellen (*SN*), die anfänglich flach sind, erheben sich allmählich zu hohen Säulen (vergl. auch Fig. 7, *SN*), wobei ihre Kerne auch hoch hinaufrücken; ihren oberen Enden sitzen in Bündeln die fadenförmigen Spermien an. Endlich lösen sich letztere ab.

Die Veränderungen, welche die Nährzellen weiterhin nach Abstoßung der Spermien zeigen, sind am besten aus Querschnitten zu erkennen. An solchen fällt zunächst die symmetrische Anordnung der verschiedenen Entwicklungsstadien in jedem Hoden auf (Fig. 7). Während an der Dorsalwand die jüngsten Stufen gelegen sind, wird die Ventralwand von den großen Nährzellen eingenommen. An den Zwischenstrecken der Seitenwand sind die Zwischenstadien zu finden. In der Mitte der Ventralwand, zu beiden Seiten von den am höchsten erhobenen Samennährzellen mit ihren Spermienbüscheln vollständig eingeschlossen, liegen mit den Samennährzellen in histologischer Hinsicht übereinstimmende Epithelzellen. Letztere sind dicht zusammengedrängt und erscheinen am Querschnitt des Hodens gleichfalls in symmetrischer Anordnung. Eine Verbindung mit Spermien besitzen sie nicht. Sie sind gewölbeartig über eine in ihrer Mitte gelegene, im Querschnitte rundliche Zellmasse (*Z*) gelagert, die den Charakter fettiger Degeneration zeigt. Die gewölbeartig eingekrümmten Epithelzellen sind offenbar nichts anderes als jene Nährzellen, welche ihre Spermien bereits abgestoßen haben; in der von ihnen umschlossenen

Zellmasse handelt es sich um degenerierende Nährzellen, wie Übergänge zwischen letzteren und ersteren lehren.

Über die Entwicklung der Keimzellen im Hoden läßt sich somit zusammenfassend sagen, daß von dem vorne gelegenen, dorsal etwas breiteren Keimlager aus sich nach allen Seiten längs der Hodenwand die Spermatocten und ihre Abkömmlinge in einem Strome gegen die Mitte der hinteren Hälfte der ventralen Hodenwand vorschieben, an welcher die histologische Differenzierung der Spermien im Zusammenhang mit Samennährzellen erfolgt. Nach Abstoßung der Spermien verkürzen sich die Samennährzellen, werden zwischen den nachdrängenden, noch funktionierenden Nährzellen zusammengedrängt und verfallen schließlich der Degeneration.

Was nun den histologischen Bau der Vasa efferentia anbelangt, so zeigen Quer-, besser noch Längsschnitte, daß die Wand mit Zellen bekleidet ist, die mit den Zellen des Keimlagers im Hoden übereinstimmen und stellenweise wie diese in mehreren Lagen übereinander liegen. Auf diese Weise kommt es, daß stärker vorspringende Wülste der epithelialen Bekleidung gegen das sehr enge Lumen des Vas efferens vorragen (Fig. 10, *Ve*). Diese Wülste stoßen scharf abgesetzt an das drüsige Epithel der Vesicula seminalis, das hier, zu einem Wall erhöht, eine Art Klappe bildet (Fig. 10, *Vs*).

Nach seinem Bau muß man das Vas efferens zur Keimdrüse rechnen; es stellt einen als Ausführungsgang kanalartig entwickelten Teil letzterer vor. Zusammengehalten mit der dorsalen Lage des Vas efferens gibt sein Bau eine weitere Stütze für die Ansicht, daß auch der fertile Teil der männlichen Keimdrüse seiner Anlage nach dorsal von Darm gelegen war und daß seine eigentümliche Lagerung in der Schwanzplatte eine sekundäre ist.

Es entsteht nun die Frage, ob die epitheliale Bekleidung des Vas efferens fertiles oder steriles Keimepithel vorstellt. Es ist wahrscheinlich, daß der ganze vordere Teil des Vas efferens nur steriles Keimepithel enthält; dagegen erscheint es nicht ausgeschlossen, daß der an das Keimlager des Hodens anstoßende Teil des Vas efferens-Epithels beim Wachstum des Hodens in das Keimlager einbezogen und fertil wird. Direkte Beob-

achtungen für die ausgesprochene Ansicht stehen mir aber nicht zur Verfügung.

Ein Vergleich zwischen Ovarium und Hoden zeigt eine große Übereinstimmung in Lage und Bau. Beiderlei Keimdrüsen liegen dorsal vom Darm, diese Lage ist beim Hoden allerdings sekundär geändert, bei beiden ist die Reifungszone der Keimdrüse an der Ventralwand der letzteren zu finden.

Es drängt sich aber bei einem Vergleiche beider Keimdrüsen noch die Frage auf, ob der mediane Wulst von Keimzellen an der Dorsalwand des Ovariums nicht etwa wie die Keimzellenwülste des Vas efferens wenigstens zum Teil steriles Keimepithel vorstellt. Diese Frage erscheint aus dem Grunde auch berechtigt, weil überall in den übrigen Wandteilen des Eierstockes zwischen den heranreifenden Eizellen jugendliche Eizellen zu finden sind. Mangels entscheidender Beobachtungen kann ich auf Grund einiger Bilder nur meine Meinung aussprechen, die dahin geht, daß beim Wachstum des Ovariums die Randteile des Keimlagers in die Reifungszone des Ovariums einbezogen werden dürften.

### 3. Abdominaldrüse des Weibchens.

Schon von Claus, Leydig und Wilson ist beobachtet worden, daß die männliche und weibliche Schwanzplatte Verschiedenheiten aufweisen. Die Verschiedenheiten liegen darin begründet, daß die männliche Schwanzplatte in ihrer Mitte die Keimdrüse eingelagert enthält, die weibliche Schwanzplatte im vordersten Abschnitte die Receptacula seminis mit dem ausführenden Apparat einschließt.

Claus<sup>1</sup> hat am weiblichen Abdomen eine ventrale bauchige Vorwölbung des Integumentes mit dicht gestellten eigentümlichen Drüsenzellen zwischen und unterhalb der beiden Samenkapseln erwähnt. Über die Ausmündung und die Bedeutung dieser Drüsenzellen ist Claus nicht klar geworden. Die Drüsenzellengruppe ist von Claus auch in Fig. 41 eingezeichnet worden; doch gibt die Figur, wie meine eigenen Beobachtungen zeigen, keineswegs ein genaues Bild von der

<sup>1</sup> Claus, a. a. O. p. 59.

Anordnung des Drüsenkomplexes und der Formgestaltung dieser Körperstelle.

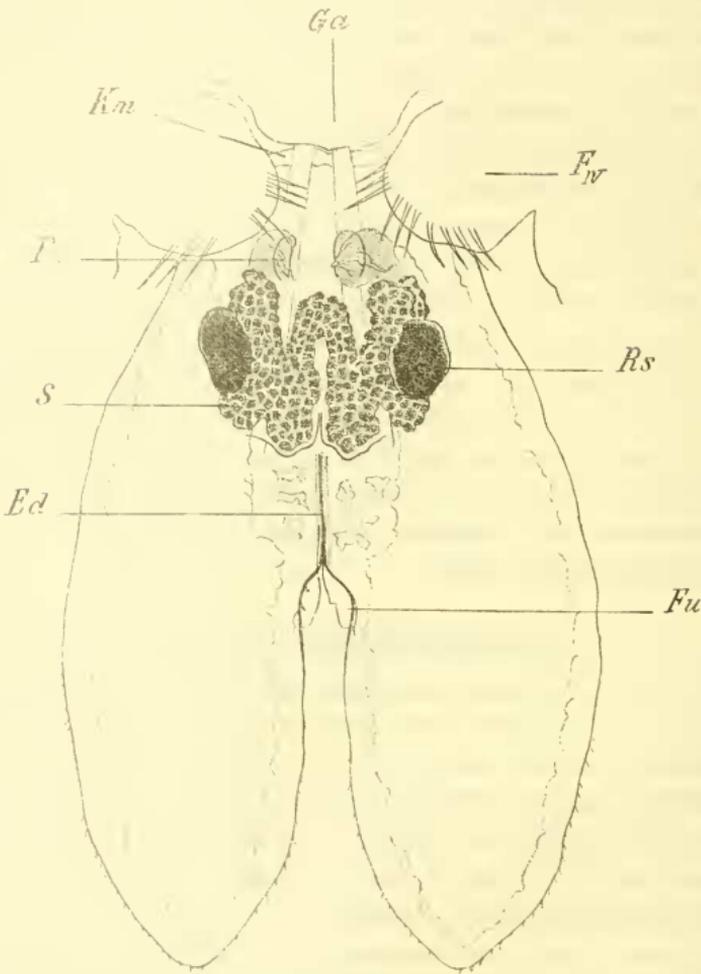


Fig. 3.

Schwanzplatte des Weibchens, von der Ventralseite gesehen, um Lagerung und Form der Abdominaldrüse zu zeigen, nach dem lebenden Objekt. *Ga* der Vorsprung des letzten Thorakalsegmentes, der das Genitalatrium enthält und die Geschlechtsöffnung trägt. Vergr. 73.

Die Anordnung dieser Drüsenmasse geht besser als aus einer langen Beschreibung aus der von mir gegebenen Abbildung hervor (Textfig. 3, *S*), die nach dem lebenden Objekte an-

gefertigt ist. Aus Fig. 1 und Fig. 9 ist ferner zu ersehen, daß der Drüsenkomplex der Ventralwand des Abdomens dicht anliegt. Im frischen Zustande zeigt diese Drüse eine braunrötliche Färbung und hebt sich dadurch sehr gut hervor.

In ihrem histologischen Verhalten und in Größe unterscheiden sich die Drüsenzellen von allen übrigen Drüsen, die bisher bei *Argulus*, zuletzt von L. v. Nettovich<sup>1</sup> am eingehendsten untersucht und unterschieden worden sind. Ich bezeichne diesen Drüsenkomplex als Abdominaldrüse. Bemerket sei hier noch, daß beim männlichen Tier diese Drüse fehlt.

In der Abdominaldrüse handelt es sich um einen Komplex von, wie aus den Schnitten zu eruieren ist, stets zweizelligen Hautdrüsen, deren Ausführungsgänge dünn und röhrenartig sind (Fig. 9). Alle Drüsen sind von einer gemeinsamen Hülle umgeben und dicht aneinandergelagert. Die Ausführungsgänge münden einzeln in Poren aus, in einer Verteilung, die im allgemeinen der äußerlich unterscheidbaren Anordnung des Drüsenkomplexes entspricht. Sie liegen somit in je einem Zuge gegen die beiden am Hinterrande der Vorwölbung des Abdomens befindlichen Vorsprünge und in einem zweiten Zuge, der der äußeren um die Receptacula seminis gelagerten Drüsenzellmasse entspricht.

An Schnitten durch konservierte Tiere erscheinen die durch gegenseitigen Druck sich gegeneinander etwas abplattenden Drüsenzellen von feinkörnigem Inhalte, der gleichmäßig die Zelle erfüllt. Nur an einer Stelle, und zwar da, wo der Ausführungsgang entspringt, liegt eine strahlenartig angeordnete dichtere Plasmamasse. Aus der gegenseitigen Anordnung letzterer in je zwei benachbarten Zellen schließe ich auf die Zweizelligkeit der einzelnen Drüse. An dieser Stelle entspringt mit einer schwach trichterförmigen Verbreiterung der Ausführungsgang, der bei tiefer gelagerten Drüsenzellen eine recht ansehnliche Länge erreicht. An dem Ursprung des Ausführungsganges fand ich einen kleinen Kern, der nur einer besonderen Zelle angehört

---

<sup>1</sup> L. v. Nettovich, Neue Beiträge zur Kenntnis der Arguliden. Arbeit. d. Zoolog. Instit. Wien, Bd. XIII, 1900.

kann, welche den Ausführungsgang bildet, was bei allen übrigen Hautdrüsen von *Argulus* nach den bisherigen Angaben nicht der Fall ist.<sup>1</sup>

Die Größe der Drüsenzellen ist eine geringere als bei allen übrigen Hautdrüsen von *Argulus*. Der Zelleib mißt im Durchmesser 20 bis 26  $\mu$ , der Kern 4 bis 6  $\mu$ .

Betreffs der Funktion des Drüsenkomplexes läßt sich mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit aussagen, daß er zur Geschlechtsfunktion des Weibchens in Beziehung stehen dürfte, da er dem männlichen Tiere fehlt. Wenn man in den Darstellungen von Jurine und insbesondere von Wilson die Bewegungen des weiblichen Körpers bei der Eiablage in Betracht zieht, so läßt sich annehmen, daß das Sekret der Abdominaldrüse dazu dient, das Abdomen während der Eiablage an die Unterlage zu kleben und demselben dadurch ein Anstemmen zu ermöglichen.

#### 4. Kreislaufsapparat.

Der Kreislaufsapparat ist durch Leydig, Claus und Wilson, die Zirkulation des Blutes durch die Untersuchungen von Jurine, Vogt, Leydig, Claus sowie Wilson im allgemeinen bekannt. Immerhin sind einige Punkte unaugeklärt geblieben, die ich aus meinen Beobachtungen zu ergänzen vermag.

Claus unterschied gegenüber Leydig, der in seiner ersten Abhandlung die Teile des Kreislaufsorganes zwar richtig beobachtete, aber nicht ganz zutreffend deutete, den hinteren im letzten Thorakalsegmente gelegenen Teil des Zirkulationsorganes mit Recht als Herz, das davon ausgehende bis an das Vorderende des Darmes reichende Rohr als Aorta. Das Herz nimmt durch zwei laterale, nach hinten gerichtete Spalten das Blut aus den seitlichen Blutsinussen der Schwanzplatte auf. Überdies spricht Claus an einer Stelle (p. 52 des Separatums) seiner Arbeit von zwei seitlichen Spaltöffnungen des Herzens

<sup>1</sup> Ich möchte übrigens hier anmerken, daß ich bei den von v. Nettovich als Leydig'sche Hautdrüsen unterschiedenen Hautdrüsen von *Argulus* an der Stelle, wo der Ausführungsgang an der Drüsenzelle entspringt, einen kleinen Kern gefunden habe.

am hinteren Segmente des Thorax, durch die das zur Schwanzplatte rückfließende Blut »einige Blutkörperchen in das Herz eintreten« läßt. In Fig. 37 findet sich auch von Claus außer dem hinteren Ostienpaar ein »seitliches ventrales Spaltenpaar« (S) abgebildet. Weiters liegt am Anfang der Aorta ventral eine bereits von Leydig beobachtete Spaltöffnung, die aber nicht, wie Leydig meinte, zum Eintritte des Blutes dient, sondern, wie Claus richtig angab, Blut aus der Aorta in die Leibeshöhle austreten läßt, obgleich Claus den gelegentlichen Eintritt von Blut an dieser Stelle nicht vollständig in Abrede stellen möchte. Den diese Spaltöffnung umgebenden Zellwulst nannte Claus »Anhangsorgan des Herzens« und faßte ihn als Organ der Blutzellenbildung auf.

Die Angaben Wilson's über das Kreislaufsorgan der Arguliden stimmen im wesentlichen mit jenen von Claus überein. Auch Wilson beschreibt außer den seitlichen hinteren venösen Spalten am Herzen noch zwei ventrale venöse Spalten nahe der Aortenwurzel. Dies gilt aber nur für die von Wilson untersuchten *Argulus versicolor* und *A. catostomi*, bei denen somit die Verhältnisse mit jenen von *A. foliaceus* beschriebenen übereinstimmen. Bei *Argulus americanus* hingegen ist nach Wilson an Stelle der paarigen ventralen venösen Herzspalte nur eine unpaare Spalte vorhanden, die aber nicht venös, sondern arteriell sein, d. h. zum Austritte des Blutes aus dem Herzen dienen soll.

Gewiß hat man als Herz bloß den hintersten, im letzten Thorakalsegmente gelegenen breiten, lebhaft kontraktilen Abschnitt des Kreislaufsorganes (Textfig. 1, H) anzusehen, wie es Claus zuerst richtig gedeutet hat. Das nach vorn zu vom Herzen abgehende lange Rohr ist die Aorta, die sich über dem vorderen Ende des Magendarmes trichterförmig in die Leibeshöhle öffnet (Fig. 1, H, Ao).

Was die Lagerung des Herzens anbelangt, so findet es sich nicht, wie Wilson angibt, dicht unter der Körperhaut, sondern ist, wie Querschnitte und Längsschnitte zeigen, von dieser noch durch die Längsmuskulatur des Rückens getrennt. Es liegt sattelförmig dem Enddarm auf und ist mit diesem durch Bindegewebe verbunden (Fig. 2, H). Einen Spaltraum zwischen

Enddarm und Herzen vermochte ich nicht zu entdecken. Ein solcher tritt erst unter dem Anfang der Aorta, und zwar etwas hinter dem unpaaren ventralen Ostium letzterer auf.

Das Herz besitzt nach meinen Beobachtungen nur zwei seitliche venöse Ostien; es sind jene, welche von hinten aus der Schwanzplatte das Blut aufnehmen (Textfig. 1, *Hs*). Von dem seitlichen ventralen Ostienpaar konnte ich nichts finden. Die Herzwand zeigt zwar nahe der Wurzel der Aorta zuweilen eine tiefe Einziehung. Diese Einziehung mag Ursache sein, daß an dieser Stelle ein Ostienpaar vermutet wurde. Es ist das Vorhandensein eines Ostiums an besagter Stelle schon deshalb unmöglich, da das Herz, wie im vorigen Absatze bemerkt wurde, dicht dem Darm aufliegt, ein Leibeshöhlenabschnitt ventral vom Herzen nicht existiert.

In geringer Entfernung vor der Aortenwurzel besitzt die Aorta an ihrer Ventralwand eine beim Männchen mediane, beim Weibchen meist aus der Mittellinie asymmetrisch verlagerte Spalte, die durch einen Muskelwulst verschließbar ist (Textfig. 1, *Sp*). Dieser Wulst springt etwas an der Ventralseite der Aorta, in gleichem Umfange aber auch gegen das Aortenlumen vor (Fig. 1). Die mediane ventrale Aortenspalte mündet in den zirkumgenitalen Leibeshöhlenabschnitt (Fig. 3). Sie wird nur zeitweilig geöffnet und läßt dann stets Blut aus der Aorta austreten, so daß sie als arterielle Öffnung zu bezeichnen ist.

Die Ausbildung der ventralen Aortenspalte hängt wohl mit der Entwicklung des ziemlich abgeschlossenen zirkumgenitalen Leibeshöhlenabschnittes zusammen, der auch beim Männchen im Umkreis der ausführenden Teile der Genitaldrüse zu finden, wenn auch viel enger als beim Weibchen ist.

Das Blut, das durch die ventrale Aortenspalte in den zirkumgenitalen Leibeshöhlenraum gelangt, ist Blut, welches aus einem Rückstrom des Aortenblutes herkommt. In Wilson's Schema des Kreislaufsapparates von *Argulus americanus* (l. c. p. 691, Fig. 19) ist dieser Rückstrom auch eingezeichnet. Er entsteht teils infolge der Elastizität der Aortenwand, die, durch das vom Herzen ausgestoßene Blut angespannt, in die Entspannungslage zurückschwingt, teils infolge

einer geringen Saugwirkung, die das Herz bei der Diastole auf das Aortenblut ausübt, da eine das Herzlumen vom Aortenumen scheidende Klappe fehlt. Die ventrale Aortenspalte hat daher möglicherweise auch die Bedeutung eines Sicherheitsventiles, um eine zu starke Rückstauung des Blutes gegen das Herz hin zu verhindern.

Die Aorta ist nicht aktiv kontraktile, da sich Muskeln in ihr nicht vorfinden. Es ist daher die gegenteilige Angabe von Wilson nicht richtig. Die Fasern, die man insbesondere in dem zu besprechenden verdickten, ventralen Wandteile der Aorta findet, sind bindegewebiger Natur.

Die Aortenwand erscheint in der Strecke oberhalb des Keimlagers des Ovariums insbesondere an der Ventralseite verdickt (Fig. 1 und Fig. 14, 15, *Ac'*). In dieser Strecke ist das Ovarium durch zahlreiche Bändchen an der Aortenwand befestigt. Beim Männchen vermisste ich eine derartige verstärkte Strecke der Aortenwand. Es erscheint somit die Ansicht begründet, daß die so auffallende Verstärkung der Aortenwand beim Weibchen vornehmlich an der Ventralseite mit der Befestigung des anhängenden Ovariums in Zusammenhang steht.

Das aus dem Kopf und Thorax abfließende Blut gelangt in einem großen ventralen Rückstrom in die Schwanzplatte und tritt unterhalb des Enddarmes in letztere ein. An der Grenze zwischen letztem Thorakalsegment und der Schwanzplatte erhebt sich von der ventralen Körperwand eine bindegewebige Membran, an deren medialem (dorsalem) Rande ein Quermuskel sich findet, der sich ebenso wie die Membran an der Seitenwand des Abdomens inseriert (Fig. 1, *K*). Diese Membran ist von ihrer ventralen Ursprungsstelle schräg nach hinten in die Leibeshöhle der Schwanzplatte gerichtet und ihr oberer, den Muskel enthaltender Teil ragt bis nahe an die Darmwand heran. Aus Querschnitten ist weiter zu ersehen, daß die bindegewebige Membran dorsalwärts konkav gekrümmt ist und ihr Muskel eine paarige Anlage hat (vergl. Fig. 2, *Km*).

Die Schwingungen dieses Klappenmuskels sind bei Dorsalansicht des lebenden Tieres zu sehen. Der Muskel selbst gelangt bei Ventralansicht des Tieres dann zur Beobachtung,

wenn die von dem vorspringenden Hinterrande des letzten Thoraxsegmentes überdeckte Basis des Abdomens vollkommen freiliegt (vergl. Textfig. 3, *Km*). Er ist auch von Claus in Fig. 41 in einer Ventralansicht des weiblichen Abdomens abgebildet, jedoch in seiner Lagerung insofern nicht richtig dargestellt worden, als man aus dem Bilde die Vorstellung gewinnen muß, daß die Längsmuskeln des Abdomens dorsal von der Klappe verlaufen, während sie im Gegenteile ventral liegen.

Das eben beschriebene Gebilde ist die ventrale Muskelklappe. Sie wurde von allen bisherigen Untersuchern des *Argulus* gesehen, rücksichtlich ihrer Lage und Gestaltung aber nicht richtig erkannt und als Klappe (schwingende Querplatte) des Herzens beschrieben. Claus schien diese schwingende Querplatte mit dem Hinterende des Herzens zusammenzuhängen und einen Teil der Herzwand darzustellen, während Leydig sie in seiner ersten Publikation für eine Klappe zum Verschlusse einer medianen arteriellen Herzspalte hielt. Claus schrieb dieser Platte die Bedeutung zu, das aus dem Vorderkörper zurückkehrende Blut an der Bauchseite in die Schwanzplatte zu leiten und den Blutstrom der letzteren zu regulieren. Leydig erkannte bei seiner erneuten Untersuchung<sup>1</sup> zuerst richtig, daß die Klappe unterhalb des Enddarmes ihre Lage habe. Wilson<sup>2</sup> hat den Quermuskel, der oben von mir beschrieben wurde, gesehen; doch geht aus der in folgendem zitierten Stelle seiner Abhandlung hervor, daß auch ihm die Verbindung des Muskels mit einer Quermembran unbekannt blieb. Nach Wilson besitzt dieser Muskel »the form of a transverse dorso-ventral band or curtain lying at the posterior border of the last thoracic segment in just the position occupied later by the posterior wall of the heart. This is attached to the side walls of the sinus between thorax and abdomen, but hangs loosely elsewhere, and on contraction produces two movements, one a pulling together of the side walls and the other a backward and forward movement of the center of the curtain. Both motions aid the streaming of the blood.«

<sup>1</sup> Leydig, Arch. f. mikr. Anat., p. 28.

<sup>2</sup> Wilson, l. c., p. 670.

Nach Lage, Bau und der rhythmischen Bewegung, welche dieser Apparat zeigt, kann es kaum zweifelhaft sein, daß derselbe die Bedeutung einer Klappe besitzt. Dieser Klappenapparat wirkt einem Rückstrom des Blutes aus der Schwanzplatte in die thorakale Leibeshöhle entgegen. Nach dem Baue und der Bewegung der Klappe ergibt sich, daß bei Kontraktion des Klappenmuskels die Klappe nach vorwärts schwingt und gleichzeitig nach aufwärts gegen die Darmwand zu gezogen wird, wodurch ein recht vollkommener Verschuß der Übergangsstelle zwischen thorakaler und abdominaler Leibeshöhle bewirkt wird. Bei Erschlaffung des Muskels kann wieder Blut in die Schwanzplatte eintreten.

Was die Morphologie des Klappenmuskels betrifft, so dürfte derselbe einem Quermuskel des Körpers entsprechen, der sich an einer plattenförmig entwickelten Sehne gegen die Leibeshöhle tief eingesenkt hat.

Die Ausbildung dieser Klappe hängt mit der Bedeutung der Schwanzplatte als eine Art Vorhof des Herzens oder, wie es Claus ausdrückte, als »Nebenherz« zusammen. Wie allen Beobachtern von *Argulus* bekannt, zeigt die Schwanzplatte durch regelmäßige Kontraktionen ihrer Längs- und ihrer neben dem Enddarme verlaufenden Dorsoventralmuskeln pulsierende Bewegungen, durch die Blut bei der Diastole der Schwanzplatte aus dem Thorax in letztere eintritt. Bei der Systole der Schwanzplatte verhindert die sich aufrichtende Klappe einen Rückfluß des Blutes in den Thorax und drängt das Blut gegen das Herz hin. Nach der bereits von Claus gemachten Beobachtung schwingt die Klappe synchronisch mit den Seitenklappen, somit synchronisch mit den Kontraktionen des Herzens, was ich bestätigen kann und was mit obiger Auffassung übereinstimmt.

Mit der eigentümlichen Lagerung und baulichen Vereinfachung des jedenfalls von einem langgestreckten Rückengefäß mit metamerischen Spalten abzuleitenden *Argulus*-Herzens, dessen zwei arterielle Spalten nach hinten gerichtet sind und einen vollständigen Abschluß des Herzens gegen den Seitensinus der Schwanzplatte bilden, hängt der Mangel eines Pericardialsinus zusammen. Physiologisch wird der

Pericardialsinus vertreten durch den Leibeshöhlenabschnitt der Schwanzplatte, die durch ihre Kontraktionen wie ein hochentwickelter Pericardialsinus mit Flügelmuskeln bei der Dilatation ansaugend auf die Blutflüssigkeit des ventralen Leibeshöhlenraumes wirkt. Aus dem angeführten Grunde möchte ich mich der Auffassung von Claus anschließen, daß die vornehmste Bedeutung der Schwanzplatte jene eines Nebenhertzens und nicht die einer Atemplatte ist. Wenn auch nicht geleugnet werden kann, daß die Schwanzplatte wie alle mit zarterer Kutikula bekleideten und reich von Blut bespülten Teile der Körperbedeckung der Respiration dienen, so kommt doch in erster Linie, wie schon Claus bemerkte, die ventrale Lamelle des Schildes als respiratorische Fläche in Betracht, was durch die in folgendem Kapitel zu besprechende histologische Untersuchung des Schildes erst vollständig bekräftigt wird.

### 5. Schalenfelder.

Form und Bau der Schale im allgemeinen sind genügend beschrieben, so daß Bekanntes nicht wiederholt werden soll. Es möge hier nur auf die beiden ovalen, von Chitinringen umrahmten glatten Schalenfelder an der Ventralseite jeder Schalenhälfte die Aufmerksamkeit gelenkt werden.

Claus betrachtet die ovalen Chitinringe an der ventralen Schalenlamelle einfach als Stützen des Schildes. Leydig<sup>1</sup> hat in seiner späteren Arbeit die Ansicht ausgesprochen, daß man es in diesen Bildungen »mit zwei Napfbildungen oder seichten Saugscheiben zu thun habe«. Leydig hob auch, wenngleich nur ganz im allgemeinen hervor, daß an diesen Stellen eine umgewandelte Partie der Matrixlage des Integumentes vorliege.

Meine Untersuchungen zeigten mir, daß in der Tat das Hautepithel innerhalb der ovalen Chitinringe der ventralen Schalenlamelle in seiner histologischen Ausbildung von dem die übrigen Schalenteile bedeckenden Epithel sehr auffallend abweicht.

---

<sup>1</sup> Leydig, Arch. f. mikr. Anat., p. 4.

Zunächst möchte ich bemerken, daß es sich um eine Napfbildung in diesen ovalen Stellen nicht handelt. Im Gegenteil finde ich die in Frage stehenden ovalen Felder der ventralen Schalenlamelle an ausgebreiteten und nicht geschrumpften Schalen etwas über die benachbarte Schalenfläche polsterartig vorstehen und durch eine seichte Furche von den benachbarten Schalentteilen abgesetzt, was aus Schnitten am schönsten ersichtlich ist. Ich werde diese ovalen Stellen fortab einfach als Schalenfelder bezeichnen.

Auch über den histologischen Bau dieser Schalenfelder geben Schnitte die beste Auskunft. An solchen (Fig. 16, *Q*) fällt auf, daß die Epithelzellen hier im Vergleiche zu jenen der übrigen Schalentteile viel voluminöser sind. Gleiches gilt von den Kernen. Der Zellinhalt weist eine senkrecht zur Oberfläche gerichtete faserige Struktur auf. Von der Fläche besehen, zeigen die lebenden Epithelzellen eine unregelmäßig ausgezackte Form; die Zellränder besitzen vorspringende Spitzen, welche die breiten Interzellularspalten überbrücken und die Verbindung mit den benachbarten Zellen bilden (Fig. 18). Die Zellkerne sind seitlich unregelmäßig eingefaltet (Fig. 17), eine Gestaltung, die teilweise mit der Formgestaltung der Zelle zusammenhängt, teilweise Folge der Differenzierung des Zellplasmas zu Fasern ist, deren gerader, senkrecht zur Oberfläche gerichteter Verlauf zu Einbuchtungen der Seitenwand des Kernes führt.

Was die Chitinbedeckung über den ventralen Schalenfeldern betrifft, so erweist sich dieselbe an gefärbten Schnittpräparaten als etwas dünner und dunkler tingiert als an den übrigen Teilen der ventralen Schalenlamelle. Aus der größeren Tinktionsfähigkeit läßt sich auf eine weichere permeablere Beschaffenheit der Chitinkutikula an diesen Stellen schließen. Der Chitinring, der die Schalenfelder umsäumt, ist durch besonders verdicktes, stark glänzendes Chitin ausgezeichnet, das bei Färbung der Präparate stets ungefärbt bleibt (vergl. Fig. 16, *W*). Es handelt sich hier um eine harte und dichte impermeable Chitinsubstanz. Die Abscheidung des Chitininges erfolgt durch Epithelzellen, die in ihrem histologischen

Charakter im wesentlichen mit den gewöhnlichen Epithelzellen der Schale übereinstimmen.

Außerhalb des Chitinringes zeigt der Schnitt stets eine rinnenförmig vertiefte Stelle der Schale, die von pigmentführenden Epithelzellen abgeschieden wird. Diese vertiefte Stelle entspricht der oben erwähnten seichten Furche, welche die Felder umsäumt.

Aus der eigentümlichen histologischen Beschaffenheit des Epithels und aus der zarteren Chitinbedeckung muß auf eine besondere Funktion der ventralen Schalenfelder geschlossen werden. Die Bedeutung als Saugnapfbildung ist ausgeschlossen, da keinerlei sonstige Vorrichtungen vorhanden sind, die eine Anheftung dieser Teile bewirken würden, die napfartige Ausbildung der Schalenfelder fehlt, auch die Extremitäten ventralwärts vorgelagert sind. Ebenso wenig kann an eine drüsige Bildung dabei gedacht werden, wenn man die ohnedies so reiche Entwicklung von Hautdrüsen und deren Bau bei *Argulus* in Rücksicht zieht.

Ich bin der Auffassung, daß es sich in den vier ventralen Schalenfeldern von *Argulus* um einen spezifisch respiratorischen Abschnitt der Schale handelt. Zu dieser Ansicht werde ich durch die eigentümliche Struktur der Epithelzellen geführt, die eine gewisse Übereinstimmung mit jener in den Epithelzellen histologisch besonders differenzierter Kiemen bei Crustaceen zeigt. Ich beziehe mich hierbei auf die von mir zum Vergleiche untersuchten Kiemen von *Gammarus* und *Daphnia*. Bei ersterem sind die Epithelzellen wenigstens an den Rändern der Kiemenblätter relativ hoch und zeigen eine senkrecht zur Oberfläche gerichtete faserige Struktur. Bei einer *Daphnia (magna)* fand ich die auffallend großen Epithelzellen zwar nicht hoch, aber wieder faserig differenziert und durch breite, von Plasmafäden überbrückte Interzellularräume getrennt. In allen diesen Fällen dürfte die faserige, senkrecht zur Oberfläche gerichtete Struktur des Zellplasmas mit dem zwischen dem Atemmedium und dem Blute bestehenden Gasaustausche im Zusammenhange stehen.

Die respiratorische Funktion der Schalenfelder wird endlich durch das Vorhandensein von Blutlakunen unter denselben gestützt.

Der die Schalenfelder begrenzende Chitinring hat nur die ihm schon von Claus zugeschriebene Bedeutung einer Stütze, er bildet einen das zartere Schalenfeld stützenden Rahmen.

Daß die Ventralfläche der Schale zur Respiration besonders geeignet erscheint, ist bereits von Claus hervorgehoben worden, ohne daß jedoch Claus die besondere Struktur des Epithels an den vier Schalenfeldern kannte oder überhaupt speziell an die Schalenfelder dabei dachte. An der Ventralfläche der Schale wird durch die Bewegung der Brustfüße ein steter Wasserwechsel bewirkt. Auch steht die Ausbildung des an den beiden vorderen Brustfüßen vorhandenen, dorsalwärts gerichteten Flagellums (das übrigens nach Wilson nicht allen Arguliden zukommt) mit der respiratorischen Bedeutung der ventralen Schalenlamelle, beziehungsweise der Schalenfelder im Zusammenhang. Das Flagellum hat wohl die Funktion, die Oberfläche der ventralen Schalenlamelle rein zu erhalten, und fungiert somit als Putzanhang. Schon Claus, Bouvier<sup>1</sup> und Wilson haben auf diese Funktion des Flagellums hingewiesen.

Wenngleich die vier ventralen Schalenfelder als spezifisch respiratorische Teile der Körperbedeckung erscheinen, so ist damit keineswegs geleugnet, daß auch die übrigen von Körperblut reich gespülten Teile der Haut mit zarterer Chitinbedeckung respiratorisch fungieren, worauf schon einmal in dieser Abhandlung hingewiesen wurde.

## 6. Darm.

Die wichtigen Abschnitte des Darmes sind genügend bekannt. Es lassen sich ein tief in den Magendarm vorspringender Oesophagus, am Mitteldarm ein Magendarmabschnitt, der ein Paar verästelter, in die Schalenduplikatur hineinreichender Ausstülpungen besitzt, und ein Dünndarmabschnitt, endlich der Enddarm unterscheiden (vergl. Fig. 1).

Zur Ergänzung sei hier dem Bekannten hinzugefügt, daß Magen- und Dünndarmabschnitt nicht bloß durch eine tiefe

---

<sup>1</sup> E. L. Bouvier, Les Crustacés parasites du Genre *Dolops* Audouin. Première Partie. Bull. de la Soc. Philomatique de Paris, 8. sér., t. X, 1898, p. 61.

Einschnürung getrennt sind, sondern daß, wie Schnitte zeigen, zwischen beiden ein kurzer rohrförmiger enger Darmabschnitt liegt, dessen Epithel von jenem der benachbarten Abschnitte auch etwas abweicht (Fig. 1 und 6, Ü). Während der Magendarm von einem etwa kubischen Epithel bekleidet wird, dessen Zellen eine zarte Stäbchencuticula tragen, sind die Epithelzellen des Übergangsrohres hoch, zylindrisch. Größer ist die Abweichung dem eigentümlich entwickelten Epithel des Dünndarmes gegenüber. In letzterem ragen aus der Reihe der niedrig-zylindrischen Epithelzellen eine große Zahl von Zellen weit in das Darmlumen vor. Diese Zellen (Fig. 19) erscheinen in ihrem frei vorragenden Teile sackförmig erweitert, ihr Inhalt färbt sich hier nicht und weist gegen das obere Ende zu eine Vakuole auf, in der zumeist Körnchen sich finden. Der Kern hat eine etwas ansehnlichere Größe als in den Nachbarzellen und ist diesen gegenüber höher hinaufgerückt. Am lebenden Epithel zeichnen sich diese Zellen durch starken Glanz aus.

In diesen papillenförmig vorragenden Epithelzellen des Dünndarmes handelt es sich wahrscheinlich um spezifische Fermentzellen. Durch sie findet jedenfalls auch eine sehr beträchtliche Oberflächenvergrößerung des Darmepithels statt.

Die papillenförmig entwickelten Dünndarmzellen wurden hier noch besonders besprochen und abgebildet, da sie zwar von früheren Untersuchern des *Argulus* gesehen, niemals aber genügend beschrieben oder aber abgebildet wurden. Leydig schien es, daß die in die Darmlichtung vorspringende papillenförmige Masse der in Frage stehenden Zellen einem Kutikular-käppchen zu vergleichen sei, was indessen nicht zutrifft.

## 7. Systematische Stellung.

Die durch drei Gattungen *Argulus*, *Dolops* und *Chonopeltis* vertretenen Arguliden zeigen in ihrer Organisation einerseits viele Eigentümlichkeiten, andererseits manche Anschlüsse an andere Crustaceengruppen. Je nach dem Stande der Kenntnisse in der Beurteilung der Wichtigkeit eines oder des anderen Charakters wurden sie bald den Copepoden, bald den Phyllopoden zugerechnet.

Die ältere Einordnung der Arguliden mit Bezug auf ihre parasitische Lebensweise und die stechenden Mundteile zu den parasitischen Copepoden (Siphonostomen) wurde zuerst von Zenker<sup>1</sup> bestritten, der die Auffassung vertritt, daß »*Argulus* entweder eine eigne Ordnung bilden oder mit den Branchiopoden vereinigt werden« muß. Zenker vereinigt schließlich die Arguliden mit den Branchiopoden (Phyllopoden, Daphnoiden) zu einer Ordnung, die er *Aspidostraca* nennt. Dieser Auffassung schloß sich auch Thorell<sup>2</sup> an. Thorell bildet für die Arguliden eine besondere, den *Phyllopoda* und *Cladocera* gleichwertige Unterordnung in der Ordnung der Branchiopoden und bezeichnet sie mit Rücksicht auf die von ihm gegebene Deutung der Schwanzplatte als Kieme als *Branchiura*. Leydig<sup>3</sup> und Gerstäcker<sup>4</sup> schlossen sich der Thorell'schen Auffassung an.

Dagegen ist Claus auf Grund seiner Untersuchungen an *Argulus* bezüglich der systematischen Stellung der Branchiuren wieder zu dem Resultate gekommen, daß die Branchiuren den Copepoden im Baue nahestehen und in die Copepodenordnung einzureihen sind. Die Hauptgründe, die Claus zu dieser Auffassung führten, waren die Ausbildung von zwei Paaren von Kieferfüßen, denen nach Claus ein Paar reduzierter, im Rüssel gelegener Maxillen vorausgeht, die Ähnlichkeit im Bau der Brustgliedmaßen und die Übereinstimmung in der Körperform mit Caligiden.

Wenngleich Claus in der Einleitung seiner Abhandlung von einer Verwandtschaft des *Argulus* mit den schildförmigen Siphonostomen, speziell den Caligiden in allerdings leicht mißverständlicher Weise spricht, so kann damit doch wohl nur eine allgemeine morphologische Übereinstimmung gemeint

---

<sup>1</sup> Zenker, System der Crustaceen. Arch. f. Naturgesch., XX. Jahrg., 1854, pag. 116.

<sup>2</sup> Thorell, a. a. O., p. 55 und 56.

<sup>3</sup> Fr. Leydig, Über einen Argulus der Umgebung von Tübingen. Arch. f. Naturgesch., XXXVII. Jahrg. 1871, p. 23.

<sup>4</sup> A. Gerstäcker, Arthropoda. In Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, V, p. 1024.

sein. Denn zum Schlusse derselben Abhandlung, wo Claus die Stellung der Arguliden im System behandelt, weist er darauf hin, »daß man den Arguliden eine besondere Stellung den wahren Copepoden gegenüber einzuräumen hat«. Claus präzisiert das Verwandtschaftsverhältnis bei der systematischen Gruppierung in der Copepoden-Ordnung dahin, daß er zwei Unterordnungen aufstellt, die der echten Copepoden oder *Eucopepoda*, welche die frei lebenden Formen und die Siphonostomen umfaßt, die Arguliden dagegen in eine besondere zweite Unterordnung bringt, für die er die Bezeichnung *Branchiura* beibehält.

Der Auffassung von Claus habe ich <sup>1</sup> mich angeschlossen und ausführlicher die verwandtschaftlichen Beziehungen der Arguliden erörtert. Ich habe dort gezeigt, wie im Bau der Arguliden außer den näheren Beziehungen zu den Copepoden noch Beziehungen einerseits zu den Euphyllopoden, speziell zum *Apus*-Typus, andererseits zu den Cirripedien zu erkennen sind: »In *Argulus* finden wir daher Copepoden-, Cirripedien- und *Apus*-Charaktere gemischt.« Meine Ansicht über die Stellung der Branchiuren erscheint in folgenden Sätzen genauer formuliert: »Unter den Copepoden sind zunächst die Branchiuren als diejenigen anzusehen, welche im allgemeinen phylogenetisch ältere Charaktere bewahrt haben, wenn auch in mancher Hinsicht, so in der Ausbildung der Kopfgliedmaßen zufolge der parasitären Ernährungsweise sekundär Veränderungen eingetreten sind. Die Branchiuren stellen uns demnach einen Rest einer ursprünglichen Urcopepodengruppe vor.« »Die in mancher Beziehung sich findende Übereinstimmung der Arguliden mit den Cirripedien läßt die Wurzel ersterer in der Nähe der Gabelung des für Copepoden und Cirripedien gemeinsamen Astes suchen.«

Der Ansicht von Claus ist auch Wilson <sup>2</sup> beigetreten, der noch weitere Gründe für ihre Richtigkeit vorgebracht hat.

<sup>1</sup> K. Grobben, Zur Kenntnis des Stammbaumes und des Systems der Crustaceen. Diese Sitzungsber., Cl. Bd., 1892, p. 256, 259 und 260.

<sup>2</sup> Wilson, a. a. O., p. 699 und 700.

Die Zuordnung der Branchiuren zu den Copepoden wird von Thiele<sup>1</sup> bestritten. Nachdem bereits Bouvier<sup>2</sup> die Frage aufgeworfen hat, ob den von Claus als Maxillen aufgefaßten Gebilden wohl diese Deutung zukommt, spricht Thiele die Ansicht aus, daß diese Gebilde wahrscheinlich als Sinnesorgane zu deuten sind, als Maxillen wegen ihrer Lage vor der Unterlippe nicht angesehen werden können; auch fehlen sie bei der primitiven Branchiurengattung *Dolops* (*Gyropeltis*) und einigen anderen Arguliden, desgleichen hat sie Claus bei der *Argulus*-Larve vermißt. »Bei Arguliden finden sich also« — schreibt Thiele — »zwischen den Mandibeln und dem ersten Schwimmbeinpaar nur zwei Paar Körperanhänge, was den Copepoden gegenüber einen sehr wichtigen Unterschied darstellt«. Betreffs der systematischen Stellung der Arguliden gelangt Thiele zu dem Resultate, »sie als besondere, den Copepoden und Phyllopoden gleichwertige Gruppe von Crustaceen aufzufassen«. Im übrigen stimmt Thiele meiner Auffassung der Branchiuren als Rest einer ursprünglichen Urcopepodengruppe im allgemeinen zu.<sup>3</sup>

Der Ansicht Thiele's von der Notwendigkeit, für die Arguliden eine besondere Ordnung zu bilden, muß ich mich auf Grund eigener Untersuchungen anschließen. Es kann in der Tat das von Claus als Maxille gedeutete Gebilde kaum als solches gelten. Nach Präparation des Rüssels mit Nadeln (Textfig. 4, Z) und nach Schnitten (Textfig. 5, 6, Z) findet man an der Unterlippe zwischen den beiden Schneiden der Mandibeln eine unpaare Erhebung, die im vorderen Teile nach oben zu schmaler wird, nach hinten zu sich aber verbreitert und an dieser Verbreiterung ein Paar Borsten, wahrscheinlich Sinnes-

---

<sup>1</sup> J. Thiele, Beiträge zur Morphologie der Arguliden. Mitteilungen a. d. Zoolog. Museum in Berlin, II. Bd., 4. Heft, 1904, p. 6 und 7 und p. 47 und 48.

<sup>2</sup> Bouvier, l. c., p. 59.

<sup>3</sup> Wenn Thiele bei Besprechung meiner zitierten Abhandlung eine Wendung gebraucht, die den Anschein erwecken kann, daß ich die Arbeiten von v. Nettovich und Giesbrecht (Mitteilungen über Copepoden) nicht in Betracht gezogen hätte, so erledigt sich dies einfach damit, daß meine Abhandlung im Jahre 1892, jene von Giesbrecht erst 1895 und jene von v. Nettovich, die überdies in meinem Institute entstanden ist, 1900 erschienen ist.

borsten, wie schon Thiele vermutete, trägt. Diese Bildung entspricht wohl der von Bouvier<sup>1</sup> bei der Gattung *Dolops*

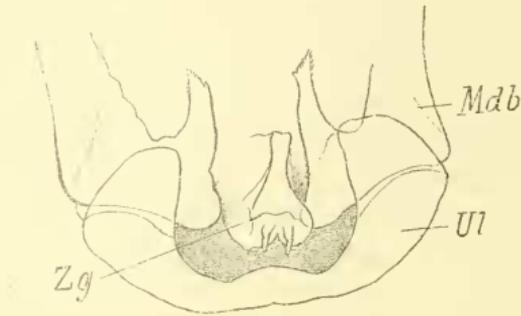


Fig. 4.

Hinterende der Unterlippe mit der Zunge und den beiden Mandibeln nach Abhebung der Oberlippe, von der Ventralseite gesehen. Vergr. etwa 180.

beschriebenen »langue«, entbehrt hier aber der Borsten. Ich will sie daher auch bei *Argulus*, bei dem sie bisher niemals vollständig beschrieben und abgebildet<sup>2</sup> wurde, als Zunge

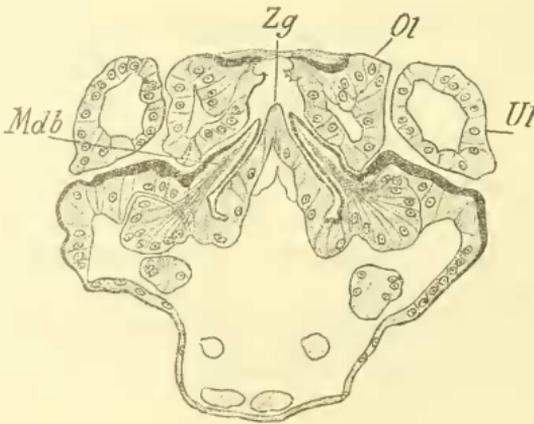


Fig. 5.

Querschnitt durch das Hinterende des Rüssels vor der Rüsselöffnung. Vergr. 200.

<sup>1</sup> E. L. Bouvier, Les Crustacés parasites du Genre *Dolops* Audouin. Seconde Partie. Bull. de la Soc. Philomatique de Paris, 9. sér., t. I, 1899, p. 37—38.

<sup>2</sup> Die allgemeine Form dieser Zunge ist in Fig. 5h der Abhandlung von J. D. Dana und E. C. Herrick, Description of the *Argulus* *Catostomi*, a new parasitic Crustacean animal (American Journal of science and arts, vol. XXXI, 1837), gut erkennbar.

bezeichnen. Sie mag funktionell ein Geschmacksorgan sein, bildet aber auch mit der gegenüberliegenden Oberlippe eine Führung für die Mandibeln (vergl. Textfig. 5). Es handelt sich somit um ein unpaares Gebilde, dessen Ableitung von einer rudimentär gewordenen Extremität kaum möglich ist.

Zu dem Mangel einer Mundesgliedmaße kommt den Copepoden gegenüber weiter noch die Ausmündung der Schalendrüse am zweiten Maxillarfuße bei *Argulus* in Betracht, die erst v. Nettovich mit Sicherheit konstatiert hat. Die beiden Maxillarfüße der Arguliden können somit nicht den zwei Maxillarfüßen der Copepoden gleichgestellt werden. Damit

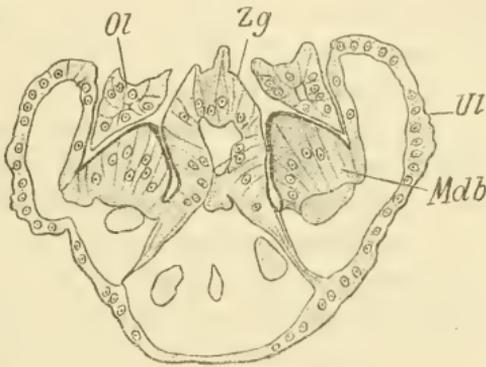


Fig. 6.

Querschnitt durch das Hinterende des Rüssels an der Rüsselöffnung. Vergr. 200.

ergibt sich ein Unterschied gegenüber den Copepoden, der eine Einordnung der Branchiuren in die Copepodengruppe unmöglich macht. Da die Branchiuren auch nicht in eine der anderen Crustaceenordnungen eingereiht werden können, ergibt sich die Folgerung, für die Branchiuren eine besondere Ordnung aufzustellen, wie dies Thiele tut und woran bereits Zenker dachte.

Nichtsdestoweniger bestehen wenn auch etwas entferntere verwandtschaftliche Beziehungen der Branchiuren zu den Copepoden, die zunächst im Typus der Schalenausbildung und in der Form der Brustfüße erkennbar sind. Aber auch die Lage der zusammengesetzten Seitenaugen unter der Haut kann hier herangezogen werden, ein Punkt, auf den ich bereits in

meiner früher angeführten Abhandlung hingewiesen habe. Obgleich die Entwicklung des Seitenauges von *Argulus* noch nicht untersucht ist, läßt sich aus den baulichen Verhältnissen doch erschließen, daß es sich von der Haut, an der es entsteht, ablöst und in die Tiefe rückt, ein Vorgang, den auch Parker<sup>1</sup> als den wahrscheinlichen ansieht. Eine derartige Entwicklung zeigt bei den Eucepoden das im Naupliusstadium angelegte sekundäre Hirn, das auf ein ehemals bei den Stammformen der Copepoden vorhandenes Seitenaugel hinweist. Wie ich<sup>2</sup> beobachtet habe, sind in den Naupliusstadien von *Cetochilus* umfangreiche Anlagen für das paarige Seitenaugel vorhanden, die mit der Haut zusammenhängen, später aber ihre Verbindung mit der Haut lösen und allmählich sich rückbilden. Diese Beobachtung wurde durch Frič<sup>3</sup> und Urbanowicz<sup>4</sup> für die Süßwassercopepoden bestätigt.

Außer zu den Copepoden sind Beziehungen der Branchiuren zu Euphyllipoden, vielleicht noch etwas nähere zu den Cirripeden vorhanden. Die Vergleichspunkte habe ich bereits in meiner angeführten Abhandlung über den Stammbaum der Crustaceen angeführt. Die von mir im Stammbaum der Krebse angenommene Stellung der Branchiuren wird mit Rücksicht auf den gegenwärtigen Stand der Kenntnisse abgeändert werden müssen. Die Branchiuren können nicht mehr als Rest einer Urcopepodengruppe angesehen werden, sondern als eine Crustaceengruppe, welche nur verwandtschaftliche Beziehungen zu den Urcopepoden wie noch mehr zu den Cirripeden voraussetzen läßt. Die Entstehung der Branchiuren ist somit nicht, wie dies von Claus<sup>5</sup> und

<sup>1</sup> G. H. Parker, The compound eyes in Crustaceans. Bull. of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, vol. XXI, 1891, p. 57—58.

<sup>2</sup> K. Grobбен, Die Entwicklungsgeschichte von *Cetochilus septentrionalis* Goodsir. Arbeit. d. Zoolog. Inst. Wien, Bd. III, 1881.

<sup>3</sup> J. A. Frič, Note préliminaire sur l'ontogénie de nos Copépodes d'eau douce. Zoolog. Anzeiger, 1882.

<sup>4</sup> F. Urbanowicz, Zur Entwicklungsgeschichte der Cyclopiden. Zool. Anzeiger, VII, 1884. Ferner: Zur Embryologie der Copepoden. Lemberg, 1885 (polnisch).

<sup>5</sup> C. Claus, Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen. Arbeit. d. Zoolog. Inst. Wien, Bd. VI, 1885, p. 105.

von mir in einem Stammbaumschema darzustellen versucht wurde, in einer für Branchiuren und Eucopepoden gemeinsamen Wurzel zu suchen; es ist vielmehr anzunehmen, daß die Branchiuren von Krebsformen abstammen, die sich etwa aus der für Copepoden (= Eucopepoden) und Cirripeden gemeinsamen Wurzel abzweigt haben.

### Zusammenfassung der Resultate.

1. Das Ovarium von *Argulus foliaceus* besitzt eine etwas nach links oder rechts asymmetrische Lagerung. Es ist sackförmig gestaltet und weist ein dorsales Keimlager auf. Das Ovarium geht an seinem Vorderende in den Ovidukt (Hülle des Eierstockes der Autoren) über, der wohl paarig angelegt, aber nur an einer, und zwar jener der Lagerung des Ovariums entgegengesetzten Seite in Funktion bleibt, an der anderen Seite obliteriert. Der funktionierende und der obliterierte Ovidukt liegen mantelartig um das Ovarium herum und umgrenzen einen die Genitaldrüse umgebenden (zirkumgenitalen) Leibeshöhlenabschnitt. Der funktionierende Ovidukt mündet durch ein Genitalatrium ventral am Ende des letzten Thorakalsegmentes nach außen.

2. Die männliche Keimdrüse hat, nach dem Verlauf der Vasa efferentia zu schließen, ursprünglich gleich dem Ovarium dorsale Lage, ihre Lagerung in der Schwanzplatte ist sekundär.

3. Die Reihenfolge der Entwicklungsstadien der Genitalzellen im Hoden zeigt, daß sich die Genitalzellen von dem vorn gelegenen Keimlager nach allen Seiten längs der Hodenwand gegen die Mitte der Ventralseite vorschieben. Hier erfahren die Spermatiden in Verbindung mit Nährzellen ihre histologische Differenzierung zu den Spermien. Nach Abstoßung letzterer verfallen die Nährzellen der Degeneration.

4. Die Vasa efferentia zeigen eine Auskleidung, die mit jener des Keimlagers im Hoden übereinstimmt. Es handelt sich in den Vasa efferentia demnach um einen sterilen Abschnitt der Hoden.

5. Das Weibchen besitzt an der Ventralseite des Abdomens einen besonderen Drüsenkomplex (Abdominaldrüse).

6. Am Herzen wurde bloß ein nach hinten gerichtetes seitliches Spaltenpaar beobachtet, ein vorderes ventrales Spaltenpaar vermißt. Die ventrale an der Wurzel der Aorta gelegene Spalte führt in den zirkumgenitalen Leibeshöhlenabschnitt.

7. Die ventrale schwingende Muskelklappe am Anfang des Abdomens gehört der Ventralwand des Körpers an und besteht aus einem paarigen gegen die Leibeshöhle an einer membranös ausgebildeten Sehne tief eingesenkten Quermuskel der Leibeshöhle.

8. Die an der Ventralseite der Seitenteile der Schale sich findenden Felder (Schalenfelder) sind spezifisch respiratorische Wandteile der Schale.

9. Am Darm findet sich zwischen Magendarm- und Dünndarmabschnitt ein kurzes Übergangsrohr.

10. Die von Claus als Maxille, von Thiele vermutlich als Sinnesborsten gedeuteten Borstengebilde gehören einer als Zunge bezeichneten unpaaren Erhebung der Unterlippe an.

11. Die Branchiuren können nicht weiter bei den Copepoden belassen werden, sondern haben, wie Thiele vorschlug, eine besondere Ordnung der Crustaceen zu bilden. Ihre Entstehung ist in Krebsformen zu suchen, die sich etwa aus der für Copepoden und Cirripeden gemeinsamen Wurzel abzweigt haben.

---

## Figurenerklärung.

## Allgemeine Buchstabenbezeichnung, auch für die Textfiguren.

<i>Af</i> After.	<i>Od</i> Funktionierender Ovidukt.
<i>Ao</i> Aorta.	<i>Od'</i> Obliterierter Ovidukt.
<i>Ao'</i> Ventraler verdickter Teil der Aortenwand oberhalb des weiblichen Keimlagers.	<i>Od''</i> Vordere unpaare Oviduktaus-sackung.
<i>B</i> Bindegewebe.	<i>Oe</i> Oesophagus.
<i>Bg</i> Bauchganglion.	<i>Ol</i> Oberlippe.
<i>Bk</i> Bauchganglienkeite.	<i>Ov</i> Ovarium.
<i>Bl</i> Blutkörper.	<i>P</i> Pigmentzellengruppe des Ovi-duktes.
<i>Blk</i> Blutlakune.	<i>Pa</i> Papille mit der Ausmündung des Receptaculum seminis.
<i>C</i> Cerebralganglion.	<i>Q</i> Ventrales respiratorisches Schalenfeld.
<i>Cu</i> Kutikula der Haut.	<i>R</i> Rüssel.
<i>D</i> Dünndarm.	<i>Rs</i> Receptaculum seminis.
<i>Dr</i> Hautdrüsen.	<i>S</i> Abdominaldrüse.
<i>E</i> Ei.	<i>Sc</i> Spermatoocyten.
<i>Ed</i> Enddarm.	<i>Si</i> Spermatischen.
<i>Ep</i> Hautepithel.	<i>SN</i> Samennährzellen.
<i>F</i> Brustfuß.	<i>Sp</i> Ventrale Aortenspalte.
<i>Fu</i> Furkalglieder.	<i>St</i> Stachel.
<i>Ga</i> Genitalatrium.	<i>T</i> Ausführungsgänge der Abdominaldrüsenzellen.
<i>H</i> Herz.	<i>Tu</i> Tunica propria der Keimdrüse.
<i>Hs</i> Seitliche (venöse) Herzspalte.	<i>Ü</i> Übergangrohr des Darmes.
<i>J</i> Ausstülpungen des Magendarmes.	<i>Ul</i> Unterlippe.
<i>K</i> Ventrale Muskelklappe.	<i>Ve</i> Vas efferens.
<i>Kl</i> Keimlager.	<i>Vs</i> Vesicula seminalis.
<i>Km</i> Klappenmuskel.	<i>W</i> Stützleiste der ventralen Schalenfelder.
<i>L</i> Leibeshöhle.	<i>Z</i> Degenerationszone im Hoden.
<i>Lg</i> Zirkumgenitaler Leibeshöhlenabschnitt.	<i>Zg</i> Zunge.
<i>M</i> Muskeln.	<i>I—IV</i> , 1. bis 4. Thorakalsegment.
<i>Md</i> Magendarm.	
<i>Mdb</i> Mandibel.	
<i>N</i> Nerven.	
<i>Na</i> Naupliusauge.	

Die Zeichnungen sind mit wenigen Ausnahmen mittels Camera lucida nach Präparaten angefertigt.

## Tafel I.

- Fig. 1. Längsschnitt durch ein Weibchen von *Argulus foliaceus*, aus mehreren Schnitten kombiniert. Stachel eingezogen, frontaler Schalenlappen weggelassen. Vergr. 73.
- Fig. 2. Querschnitt durch den hintersten Teil des letzten (4.) Thorakalsegmentes eines Weibchens. In der Mitte des Schnittes ist der Anfang des Abdomens getroffen, der ventral und seitlich mit einer tiefen Bucht ( $x$ ) der Haut unter dem ventral und lateral vorspringenden letzten Thorakalsegment einspringt.  $y$  = abdominale Leibeshöhle. Vergr. 140.
- Fig. 3. Querschnitt durch die Mitte des 4. Thorakalsegmentes mit der ventralen Aortenspalte und dem Ende des Oviduktes, dessen Einmündung in das Genitalatrium gerade in den Schnitt fällt. Vergr. 140.
- Fig. 4. Querschnitt aus dem 3. Thorakalsegmente. Im Schnitte erscheint der hintere Teil des Ovariums getroffen, mit dem hier bandförmig verschmälerten Keimlager. Vergr. 140.

## Tafel II.

- Fig. 5. Intersegmentaler Querschnitt zwischen 2. und 3. Thorakalsegment. Der Komplex der Eingeweide erscheint nicht bloß mittels eines medianen von der Aorta ausgehenden Bandes, sondern auch mittels zweier lateraler Bindegewebsbänder an der Körperwand aufgehängt. Vergr. 140.
- Fig. 6. Querschnitt durch das 1. Thorakalsegment. Das Ovarium ist an der Stelle seines größten Umfanges getroffen. Der Schnitt geht auch durch das Magendarm und Dünndarm verbindende Übergangsröhr; vom Magendarm ist die Hinterwand angeschnitten. Vergr. 140.
- Fig. 7. Ventrale Wand des Hodens im Querschnitte, um die Symmetrie der Anordnung der Hodenzellen und die in der Mitte zwischen den Spermienbüschel tragenden Samennährzellen gelegene Degenerationszone zur Anschauung zu bringen. Vergr. 360.
- Fig. 8. Längsschnitt durch den Hoden, aus dem die Folgereihe der Hodenelemente hervorgeht. Das Vorderende etwas von der Fläche getroffen. Durch die Buchstaben  $v$  und  $h$  ist Vorder- und Hinterende bezeichnet. Vergr. 140.
- Fig. 9. Ein Stück der Abdominaldrüse des Weibchens aus einem Längsschnitte, der gerade den einen ventralen Vorsprung des Abdomens getroffen hat. Vergr. 520.
- Fig. 10. Längsschnitt durch die Übergangsstelle des Vas efferens in die Vesicula seminalis. Im Lumen Spermienbüschel. Drei Endwülste des Vas efferens-Epithels erscheinen im Anschnitte. Vergr. 360.
- Fig. 11. Stück eines Längsschnittes durch die vordere unpaare Ovidukttausackung. Die Dorsalwand zeigt zwei Gruppen von pigmentführenden Epithelzellen, im Lumen Sekretfäden. Vergr. 360.

## Tafel III.

- Fig. 12. Intersegmentaler Querschnitt zwischen 1. Thorakalsegment und Kopfregion. Es fällt der Übergang des Ovariums in den Ovidukt in den Schnitt. Vergr. 140.
- Fig. 13. Querschnitt durch die Kopfregion an der Stelle, wo die Magenblindsäcke in den Magendarm einmünden. Oberhalb des Darmes ist die vordere unpaare Oviduktausstülpung getroffen. Seitlich vom Eingeweidekomplex dorsoventral verlaufende Bindegewebsstränge. Vergr. 140.
- Fig. 14. Längsschnitt durch die Aorta und das Keimlager des Ovariums, das mit ersterer durch zahlreiche Bändchen verbunden ist. Von der Aorta ist die hintere Übergangsstelle zu jener Strecke getroffen, in welcher die ventrale Aortenwand sich verdickt. Vergr. 360.
- Fig. 15. Querschnitt durch die Aorta und durch das mit ihrer Ventralwand verbundene Keimlager des Ovariums sowie die lateral von letzterem gelegenen Oviduktabschnitte. Es ist die Aorta in der Strecke getroffen, wo die Ventralwand verdickt ist und das Ovarium durch zahlreiche Bändchen an letzterer anhängt. Vergr. 360.
- Fig. 16. Stück eines Querschnittes aus dem Seitenteile der Schale. Es ist die Übergangsstelle in ein ventrales Schalenfeld abgebildet, um die Verschiedenheit in der Ausbildung des Epithels zu zeigen. Vergr. 360.
- Fig. 17. Einige Epithelzellen des hinteren ventralen Schalenfeldes im optischen Querschnitt. Die Kerne erscheinen gelappt, die Punkte im Zelleibe entsprechen den quergetroffenen, senkrecht zur Oberfläche verlaufenden Plasmasträngen. Hartnack Obj. VIII, Oc. 3, ausg. Tub. Ohne Kamera gezeichnet.
- Fig. 18. Oberflächenbild des lebenden Epithels aus dem hinteren ventralen Schalenfelde. Hartnack Obj. VI, Oc. 3, eing. Tub. Ohne Kamera gezeichnet.
- Fig. 19. Stück von einem Schnitte durch die Wand des Dünndarmes, um die papillenförmig vorspringenden Epithelzellen desselben zu zeigen. Vergr. 360.
- Fig. 20. Stück eines Längsschnittes durch das Ovarium aus der Region des hinteren Keimlagerendes. Vergr. 360.